

**TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND, TERIOLOOGIA ÕPPETOOL**

Martin Silts

**HALLHÜLGE (*Halichoerus grypus*) SUKELDUMISMUSTRID
LÄÄNEMERES**

Magistritöö

**Juhendajad: Mart Jüssi *PhD*
Randel Kreitsberg *PhD***

TARTU 2014

Sisukord

Sisukord	3
Sissejuhatus	4
2. Kirjanduse ülevaade	6
2.1. Merekeskkond elupaigana- toidu paiknemine ja selle mõju mereloomadele	6
2.2. Toidu leidmise strateegiad	7
2.3. Hallhülge liikumised ja elupaiga eelistus	9
2.4. Sukeldumine	10
3. Materjal ja metoodika	13
3.1. Loomade püüdmine ja saatjate paigaldamine	13
3.2. Sukeldumiste klassifitseerimine	14
3.3. Hallhülge liikumistrajektoori klassifitseerimine	15
3.4. Intensiivse ja ekstensiivse toitumiskäitumise võrdlus sukeldumistüüpide järgi	17
4. Tulemused	18
4.1. Intensiivse ja ekstensiivse toitumiskäitumise võrdlus sukeldumistüüpide järgi	18
4.2. Sukeldumiste klassifitseerimine	22
4.2.1 Sukeldumistüüpide leidmine	22
4.2.2. Sukeldumistüüpide omavahelised seosed	23
4.3. Hallhülge liikumistrajektoori klassifitseerimine	23
5. Arutelu	25
5.1. Intensiivse ja ekstensiivse toitumiskäitumise võrdlus sukeldumistüüpide järgi	25
5.2. Sukeldumiste klassifitseerimine	28
5.2.1. Sukeldumistüüpide arvu leidmine	28
5.2.2. Sukeldumistüüpide omavahelised seosed	29
5.3. Hallhülge liikumistrajektoori klassifitseerimine	29
6. Kokkuvõte	31
7. Summary	32
Tänuavaldused	33
Kasutatud kirjandus	34
Lisad	40

Sissejuhatus

Hallhüljes (*Halichoerus grypus*) on suur, suhteliselt arvukas, sotsiaalse eluviisiga merekeskkonna tippkiskja (McConnell jt 1999). Populatsiooni suurus on kasvanud nelja aastakümne vältel kogu Euroopas, välja arvatud Islandil, kus arvukus on vähenenud (Hauksson 2007). Läänemeres elas 2012. aastal vähemalt 28255 isendit, aga peab arvestama, et tegelik hüljeste arv on suurem, sest loendusviga on kuni 30 % (Härkönen jt 2013). Kanada ja Suurbritannia populatsioonid on suurimad vastavalt 304 000 ja 206 000 isendit (Thomas jt 2007, SCOS 2009).

Hallhüljest on uuritud intensiivsemalt peamiselt viimased 30 aastat. Hästi on teada asjaolu, et peale II maailmasõda suurenes drastiliselt kemikaalide merre paiskamine Läänemere-äärsetes riikides nagu ka mujal maailmas. 70-ndate aastate lõpuks oli hallhülge arvukus Läänemeres vähenenud 4000 isendini, mis oli põhjustatud küttimisest ja keskkonnamürkidest (peamiselt PCB ja DDT) (Harding ja Härkönen 1999). Varasematel aegadel oli veealuste loomade jälgimise meetodite puudumise tõttu mereimetajaid keerulisem uurida. Esimesed katsetused mereloomadele raadiosaatjaid paigaldada olid juba 70-ndate keskel. Aktiivsemalt hakati loomi märgistama pärast Argos satelliidil põhinevate saatjate kasutuselevõtmist 1978. aastal (Fancy jt 1988). Andmete kogumine muutus lihtsamaks, kui St. Andrews'i ülikooli (SMRU) teadlased valmistasid kompuutril baseeruva andmesalvesti *satellite relay data logger* (SRDL) (Fedak jt 1996). Mobiilside levi laienemisega on rannikumeres elavate mereimetajate uurimisel suures osas üle mindud GSM telefonivõrgul põhinevale andmesidesüsteemile, mille puhul edastatavad andmemahud on teiste ülekandeviisidega praktiliselt piiramatud (Cronin ja McConnell 2008). Saatjate arenguga on avanenud uued võimalused mereloomade füsioloogia uurimiseks (McCafferty jt 2007). Lisaks loomade ökoloogia uurimisele, kasutatakse neid laialdaselt kui platvorme merefüüsika ja –geograafia andmete kogumiseks (Fedak 2012).

Olgugi, et vahendid mereimetajate uurimiseks on muutunud efektiivsemaks ja odavamaks, teatakse veel suhteliselt vähe hallhülge käitumisest rännete ajal, eriti Läänemeres. Näiteks ei ole täpselt teada, kas nad rändavad rühmadena või üksikult. Samuti on suures osas ebaselge, kuidas nad käituvad toitumise ajal. Mitmetest uurimustest on teada, et hallhüljeste rände- ja toitumiskäitumine on isenditi väga varieeruv ning pole täpselt teada, kuidas sellised käitumismustrid välja kujunevad (McConnell jt 1999; Dietz jt 2003;

Vincent jt 2005; Eklöf jt 2007) ja kas esinevad erinevad liigisiseseid toitumisstrateegiad nagu on näidatud galapagose merilõvil (*Zalophus wollenbaeki*; Amtmann jt 2008).

Antud töös otsin vastuseid küsimusele, millised on erinevused hallhüljeste sukeldumiskäitumises rännetel ja toitumisaladel. Lisaeesmärkideks on klassifitseerida peamised sukeldumistüübid ja eristada ränded peamistest toitumiskiirkondadest ning analüüsida nende kahe bioloogilise funktsiooni vaheldumist. Samuti kaalun võimalusi saadud tulemuste ja metoodiliste lahenduste rakendamiseks edasiseks liigisisesteks ja liikidevahelisteks võrdlusteks analoogiliste uuringutega Läänemerest, Põhja Atlandilt või Kaspia merelt.

2. Kirjanduse ülevaade

2.1. Merekeskkond elupaigana- toidu paiknemine ja selle mõju mereloomadele

Mereloomade paiknemine meres sõltub suuremal osal ajast ressursside asukohast. Piirkonnad, kus loomade arvukus ja mitmekesisus on suurem, määrab oluliselt mere primaarproduksioon (Worm jt 2003). Meres on selle peamisteks mõjutajateks valgus, temperatuur, hoovused ja mere topograafia, mis võivad mõningal kitsal alal tekitada suhtelise külluse samas kui mõnikümmend kilomeetrit eemal või teisel ajahetkel on olukord vastupidine (Wolanski ja Hamner 1988; Field jt 1998). Vaatamata sellele ei kogune kõik liigid neile kõige energiarikkamatele aladele. Merekeskkonna kasutamise ruumiline intensiivsus varieerub liigiti suurel määral, mida põhjustab hulk erinevaid keskkonna parameetreid. Planque jt (2011) järgi reguleerib kalade paiknemist ruumis nn „populatsiooni ruumilise leviku mudel“ (ingl k *population distribution model*). See sisaldab 7 peamist hüpoteesi, mis võiks kirjeldada suuremat osa kalade ruumikasutusest: geograafiline mõju, keskkonnatingimused, tihedusest sõltuv elupaiga valik, ruumiline üksteisest sõltuvus, demograafiline struktuur, liikide vahelised suhted ning populatsiooni seisund olevikus ja minevikus. Juba väikesed erinevused ühes või teises muutujas võivad tuua esile olulisi erinevusi populatsioonide asustustiheduses või paiknemises (Planque jt 2011). Näiteks Läänemere räimel (*Clupea harengus*) esinevad ööpäevaselt regulaarsed vertikaalsed toitumisega seotud tsüklid: pelaagilised kalad paiknevad päevasel ajal tihedalt koos sügavamates kihtides ja öösel hajusalt pindmistes kihtides (Cardinale jt 2003).

Mereimetajad on tippkiskjatena kalastiku ruumilistest levikumustritest tugevas sõltuvuses. Neil on sellises heterogeenses ja muutlikus elukeskkonnas evolutsiooni käigus tekkinud suur hulk erinevaid toitumisstrateegiaid ja -taktikaid. Suur osa mereimetajatest, näiteks kiusvaalad, püüavad sööki peamiselt aladelt, kus biomassi tootlikkus on suurem kui ümbritsevas keskkonnas (Friedlaender jt 2006). Sellised elupaigalaigud pole sageli ajas ega ruumis püsivad. See sunnib liike läbima suuri vahemaid. Näiteks lõuna lonthüljes (*Mirounga leonina*) võib vähem kui aastaga läbida vahemaa üle 10 000 km või loomad hoopis paastuvad nagu galapagose merikaru (*Arctocephalus galapagoensis*), kes täiskuu öödel loobub jahipidamisest ja ootab paremaid aegu saakobjekti hajusalt paiknemise tõttu (Campagna jt 1998; Horning ja Trillmich 1999). Sagedased muutused toidubaasis soosivad ümberlülitamist mõnele teisele saakobjektile nagu seda on täheldatud hallhülge puhul- ta eelistab mingit kindlat saakobjekti, kui teisi pole nii palju saada, aga kui on võtta rohkelt

ka teisi liike, siis esialgse kalaliigi osakaal väheneb tunduvalt (Smout jt 2014)). Liigne konservatiivsus mõne liigi või toitumisstrategia suhtes võib kaasa tuua ökoloogilisi tagasilööke populatsiooni tasandil nagu näitavad saakliikide kollapsist tulenevad grööni hüljeste massilised ränded ja kõrge suremus Põhjajäämeres. See näitab erinevate toitumisstrateegiate kujunemise ja kasutamise ökoloogilist ja evolutsioonilist olulisust (Haug ja Nilssen 1995).

2.2. Toidu leidmise strateegiad

Kaua on käitumisbioloogia uurinud probleemi, kuidas kiskjad leiavad üles toiduallikad. Saakobjekti asukoht on pidevas muutumises ja seega otsused tehakse sageli puuduliku informatsiooniga (Stephens ja Krebs 1986). Paljudes erinevates uurimustes (Weimerskirch jt 2007; Thums jt 2011; Salvador jt 2014) on välja toodud kahte peamist toidu otsimise strateegiat, mida näiteks Kareiva ja Odell (1987) on kirjeldanud kui intensiivset ja ekstensiivset otsimisstrateegiat. Intensiivne strateegia kujutab endast mingit perioodi looma liikumisest, kus tal kiirus on madal ja esineb palju pöördepunkte. Ehk väike ala otsitakse läbi suure detailsusega ühe toitumislaiuga sees. Ekstensiivne otsimise ajal seevastu liigutakse kiiresti ja pöördeid on vähe. Sellist käitumist võib kohata looma liikumisel laikude vahel. Intensiivset otsimisstrateegiat nimetatakse ka ruumiliselt määratletud otsinguks (*ARS*, ingl k *area-restricted search*). *ARS* on optimaalne kui ressursid paiknevad keskkonnas mosaiiksel, seda on kirjeldatud paljudel liikidel, kasutades erinevaid matemaatilisi lähenemisviise (Walsh 1996; Fauchald ja Tveraa 2003; Sommerfeld jt 2013; Dodge jt 2014).

Lähtuvalt optimaalse toitumise teooriast on mõtet võtta risk rännata pika vahemaa taha siis, kui seal on piisavalt suur tõenäosus leida saaki (Pyke 1978). Optimaalse toitumise teooria ütleb, et loom käitub nii, et saadav energia hulk ajaühikus oleks maksimaalne tagades nii suurima kohasuse (MacArthur ja Pianka 1966). Paljud käitumised on reguleeritud strateegiate poolt, kusjuures loomade kõige olulisemaks kohasuse näitajaks on toitumisstrateegia (Stephens ja Krebs 1986). MacArthur'i (1972) põhjal on kiskjal valida, kas saaklooma jälitada või otsida parem saak. Ta jagas kogu aja, mida kiskja kulutab toidu otsimiseks, kaheks: otsimiseks kuluv aeg ja jälitamiseks kuluv aeg. Seejärel jagas ta kiskjad kaheks: otsijateks, kes kulutavad jälitamisele väga vähe aega, ja jälitajateks, kellel kulub suhteliselt suur osa ajast jälitamisele. MacArthur eeldas, et otsijatel on lai toiduobjektide valik ehk nad on seega generalistid.

Vastavalt peetakse ka hallhüljest generalistiks, kes toitub mitmetest erinevatest kalaliikidest (Prime ja Hammond 1990; Lundström jt 2010). Siiski on varieeruvus liigi siseselt selles osas suur, sest vanemaks saades on eriti emastel loomadel kombeks spetsialiseeruda ühele kuni kahele liigile (Beck jt 2007). Erinevates uurimustes on korduvalt ära märgitud hallhüljeste käitumuslikke erinevusi lähtuvalt soost, vanusest, suurusest, ajast ja piirkondlikest eripäradest. Breed'i jt (2011) uuringus Kanadas Sable'i saare hülgepopulatsioonis leiti, et noorloomadel on suurem toitumispingutus kui vanadel isenditel. Noored kulutasid toitumisretkedele rohkem aega ja käisid kaugemal merel, samas energiavarusid rasvana neil rohkem ei kogunenud. Üks põhjustest võib olla, et rannale lähemal asuvatel aladel on konkurents ressursi pärast tugevam ja väiksemad isendid tõrjutakse lihtsalt välja. Teiseks arvati, et seoses nende väiksema suurusega ei ole nad võimelised suurt saaki püüdma ja seetõttu peavad suuremaid alasid läbi kammima (Breed jt 2011). Samas võib suurusel käitumisele olla ka vastupidine mõju, mida on näidanud Pomeroy jt (2013) Iirimaa emastel hallhüljestel. Kehamassilt suuremad hülged tegid pikemaid ja kauem kestvaid toitumisretki. Suurematel loomadel on eelis olukorras, kus nad Iirimaa lähedases šelfimeres suudavad sukelduda sügavamale ja seega võtta kasutusele uusi toitumislaike. Samuti ei saa alatahtsustada isendite vahelise konkurentsi vähenemist. Sama on arvatud Kanadas Sable'i saare hüljeste kohta, kus suuremad isased sukelduvad sügavamale (Beck jt 2003).

Suuremal osal ajast veedab hallhüljes ranniku läheduses ja Atlandi ookeanis asuvad populatsioonid ei välju peaaegu kunagi šelfi aladelt. Toidu hankimisel võib ta olla väga paindlik. Toitumismudelitega on näidatud, et keskmine hallhüljes Põhjameres käitub kolmandat tüüpi funktsionaalse vastuse kohaselt, ehk vahetab saaklooma vastavalt selle arvukuse muutusele. Mudel ennustas, et iga keskse saakliigi tarbimine oli mõjutatud alternatiivse saagi kättesaadavusest. Selgus, et eriti tugevat mõju teiste liikide tarbimisele avaldasid tobiad (*Ammodytes*; Smout jt 2014).

Pikka aega on teadlasi huvitanud, kas hallhüljestel esineb koostööd merel saagi püüdmisel. Ida-Kanadas proovis Lidgard jt (2012) selle küsimuse osas teadmisi täiendada. 14-le loomale pandi akustilised saatjad, mis üksteise lähedusse sattudes omavahel suhtlevad. Tulemuseks oli see, et enamus seadmete vahelisi ühendusi toimus hüljeste toitumise tulipunktides. Kuid see veel ei tähenda, et loomade vahel toimuks reaalselt koostööd. Nad püstitasid kaks võimalikku hüpoteesi. Esiteks loomad kohtuvad samades paikades seoses sellega, et sügisel nad külastavadki kindlaid, kõige paremaid toitumislaike ja tõenäosus

juhuslikult kokku sattuda on suur. Teiseks arvati, et see päris juhuslik ei ole, sest potentsiaalne kasu koostööst oleks märgatav ja mitmetel teistel sotsiaalsetel mereimetajatel on see tavaline käitumisviis. Ilmselt aitaksid suuremate valimite kaasamine uurimustesse ja täpsemate seadmete kasutamine selle probleemi lahendada, siis oleks võimalik efektiivsemalt rakendada trajektoori analüüsi meetodeid ja teha konkreetsemaid järeldusi käitumise kohta, käesolevas töös rakendatud metoodiline lähenemine võimaldab samuti suuremas valimis ajas ja ruumis lähedaste loomade käitumisi võrrelda ja hinnata võimalikku liigisisest konkurentsi või koostööd.

Hallhülge toitumisharjumused sõltuvad suuresti elukohast ja hooajast, aga üldjoontes on nad siiski mere põhjal toitujad. Suurbritannias söövad hülged sõltuvalt toidu rasvasusest erineval hulgal kala. Kogustesse arvestatuna keskmiselt 4 kg tobiaid (*Ammodytes* sp.) või 7 kg atlandi turska (*Gadus morhua*) päevas (SCOS 2009). Mõnedes piirkondades võivad tobijad moodustada 70 % toidust (Hall 2002). Islandil moodustasid 15 kalaliiki enamuse toidust ja põhimassi moodustasid neist atlandi tursk (*Gadus morhua*) 24 %, tobiad 23 %, merihunt (*Anarhichas lupus*) 15 %, süsikas (*Pollachius virens*) 11 % (Hauksson ja Bogason 1997). Fääri saartel söövad tobiat peamiselt noorloomad ja vanemad isendid söövad turska (Mikkelsen jt 2002). Suurbritannias Põhjamere edelaosas moodustasid 3 liiki: tobiad, tursk ja merikeel (*Solea solea*) aastaringelt 53,2 % kogu söödud kalamassist (Prime ja Hammond 1990). Sise- ja Välis-Herebriidi saarestikes riigi loodeosas moodustasid tursalised rohkem kui 40 % mao sisu massist (Hammond jt 1994). Kanadas Sable'i saarel leiti magudest palju liike, aga 3 põhilist neist olid: *Ammodytes dubius* (69,2 %), atlandi tursk 15,5 % ja lestalised 10,7 % (Bowen ja Harrison 1994). Läänemeres tehtud uuringute järgi moodustas suurema osa maosisust räim (*Clupea harengus*), kilu (*Sprattus sprattus*), lõhilased (*Salmonidae* sp.) ja Botnia lahe osas oli tugevalt esindatud siig (*Coregonus lavaretus*). Tulemust mõjutas kalapüünistesse sattunud hüljeste maosisu uurimine, sest püünisest leitud loom oli seal ilmselt enne surma toitunud (Lundström jt 2010). Ööpäevase tsükli käigus käib räim öösel pinnakihtides toitumas ja päevasel ajal koondub põhja lähedale parvedesse. Läänemeres tehtud uuringute põhjal järgivad hülged samasugust tsüklit ja on alust arvata, et nad käivad räimest toitumas (Sjöberg ja Ball 2000).

2.3. Hallhülge liikumised ja elupaiga eelistus

Hülglased kasutavad merd valdavalt toidu otsimiseks, kõik ülejäänud eluetapid on seotud lesilate või jääga. Varasemast on teada, et hallhüljes eelistab madalaid šelfi ja rannikumeresid keskmiselt sügavuses kuni 50 m (Sjöberg ja Ball 2000; Beck jt 2003).

Oluliseks näitajaks, mis määrab loomade eelistused toitumispaiaga suhtes, on merepõhja tüüp. Šotimaal tehtud uuringus näidati, et hülged toituvad peamiselt kruusase põhjaga aladel (McConnell jt 1999). Jessopp jt (2013) uurisid loomade elupaiga eelistusi Lääne-Iirimaa, kus toitumine toimus nii mudase/liivase kui ka kivise põhjaga kohtades. Pelaagilisi ja bentilisi sukeldumisi oli vastavalt 31% ja 69%. Selgus, et pelaagiliste sukeldumiste osakaal vähenes elupaiga mitmekesisuse kasvades. Mitmekesisemad on seal kivisema põhjaga mereosad, mis on päevaseks varjumispaigaks tursklaste (*Gadidae*) noorjärkudele ja suuremas osas tööstuslikust kalapüügist puutumata. Erinevalt ookeanis elavatest hallhüljestest, võivad Läänemeres hüljeste elupaiga eelistusele mõju avaldada mitmed selle eripärad: soolsuse gradient, liigendatus ja madal keskmine sügavus.

Hallhüljeste liikumine võib piirkonniti oluliselt erineda. Euroopas veedavad hülged palju aega veest väljas, tihti võib neid kohata kõrvalistel poolsaartel või saartel, mis on avatud merele. 43 % ajast veedavad hallhülged 10 km raadiuses lesilakohast. Uuringud McConnell'i jt (1999) poolt on näidanud, et 88 % retkedest merele lõpevad samas kohas, kust need algasid. Selliste retkede pikkus on keskmiselt 2,3 päeva. Hülged, kellel on kindel lesilakoht, teevad retki merele kindlasse piirkonda ja vahetevahel võivad muuta oma lesilakohta. Põhja-meres on tõestatud hüljeste liikumine Fääri, Väli-Herebriidide ja Šetlandi saarte vahel (McConnell jt 1999). Perioodilisi rändeid sooritatakse ka Molene'i arhipelaagist Britannias Lõuna-Inglismaale (Vincent jt 2005). Läänemeres teevad hülged lühikesi retki lesila lähedusse, veetes umbes 75 % ajast 50 km raadiusega piirkonnas (Sjöberg ja Ball 2000; McConnell jt 1999). Samuti võib esineda pikki rändeid ühest mere otsast teise (Dietz jt 2003).

Vaatamata sellele, et hallhülge isendite vahel esineb käitumises kohati päris suuri erinevusi, on neil kindlad parameetrid, mille alusel nad elupaika valivad. Hallhülged tulevad regulaarselt lesilapaikadesse puhkama peale toitumisretki ja on neile suhteliselt truud (Karlsson jt 2005). Lesilad üldjoontes asuvad rannikult eemal olevatel laidudel ja sobivaid lesilaid ei pruugi igal pool esineda, mis limiteerib olulisel määral hüljeste toitumisraadiust. See tähendab, et lesilad on oluliseks piiranguks uute sobilike toitumislaiade kasutusele võtmisel (Matthiopoulos jt 2004; Harvey jt 2012).

2.4. Sukeldumine

Ressursid meres ei paikne kahemõõtmeliselt pindmises kihis, vaid jagunevad kolmemõõtmelises keskkonnas väga erineva tihedusega. Sukeldumine on mereloomadel üks viise, kuidas meres paiknevat energiat efektiivsemalt kasutusele võtta ja on

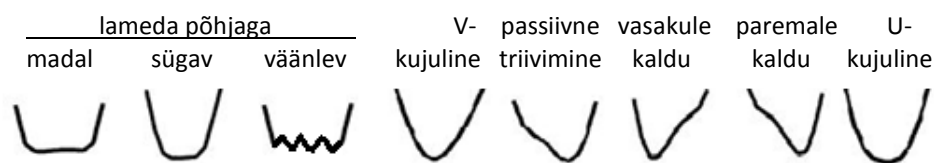
toitumiskäitumise üks olulisemaid osi. Hulk mereimetajaid ja -linde hangib toitu mere erinevatest sügavustest. Samuti on näidatud, et valdavad on lühikesed ja aeroobsed sukeldumised, sest loomade sukeldumine on piiratud hapnikuvaruga kudedes (Baird jt 2005; Pitcher jt 2005; Stewart jt 2006; Hennicke jt 2014).

Suurimaks piiranguks sukeldumisel on neil loomadel lõivsuhe hapnikuvarude ja saadava energiahulga vahel. Kasu suurendamiseks tuleb Fedak'i (1986) hinnangul mitte suurendada sukeldumise pikkust, vaid toitumislaigus oldavat aega. Thompson ja Fedak (2001) esitasid lihtsa otsustusmudeli, mis näitab, kuidas võiks sukeldumise pikkus olla seotud laigu kvaliteedi ja hapniku varuga veres. Mudel ennustas, et madalate sukeldumiste puhul, kui saaki piisavalt vara ei kohata, on kasulikum varem pinnale tulla. Sel juhul on kasu suurim madala saaklooma tihedusega laikudes. Suure saaklooma tiheduse puhul ja sügavamate sukeldumiste puhul on mõistlik olla vee all võimalikult kaua. Mudelit on testitud edukalt Stelleri merilõvi (*Eumetopias jubatus*), randal-hülge (*Phoca vitulina*) ja hallhülge peal (Cornick ja Horning 2003, Sparling jt 2007).

Üsna loogiline on arvata, et mida suuremad loomad, seda kauem nad sukelduvad. Sugugi mitte kõigil juhtudel ei ole kasulik sukelduda oma võimete piiril. On näidatud, et sõltuvalt looma suuruselt ei ole optimaalne sukeldumiskestus lineaarne (Mori 2002). Väiksematel loomadel on optimaalsem sukelduda oma kehakaalu kohta kauem kui suurematel. Suurematel loomadel pole kasulik sukelduda kauem, sest nii pikeneb ka sukeldumiste vahel pinnal oldud aeg. See tähendab paljudel liikidel omakorda suuremat kiskluse ohtu (Heithaus ja Frid 2003). Samuti esineb iga kehasuuruse jaoks optimaalne sügavus, kus ta peaks toituma. Kui ühe liigi saakloom esineb kahel eri sügavusel, siis võib sellel liigil olla ka kaks optimaalset kehasuurust (Mori 2002).

Vastavalt olukorrale varieerivad loomad oma käitumist. Mitmetel liikidel puhul on üritatud selgust saada, mitu peamist sukeldumiskäitumist neil esineb ja mis võiksid nende funktsioonid olla (Schreer jt 1998, Beck jt 2003, Thumbs jt 2011). Peamised käitumistüübid, mida loomadel kõige rohkem esineb, on lameda põhjaga (ristküliku kujulise põhjaga), kaua kestvad sukeldumised (joonis 1). Erinevatel liikidel on nagu wedelli hülgel (*Leptonychotes weddelli*) ja adelia pingviinidel (*Pygoscelis adeliae*) on täheldatud kahte eri tüüpi lameda põhjaga sukeldumisi: madalaid teravanurgalisi ja sügavaid ümaranurgalisi (Chapell jt 1993; Schreer ja Testa 1996) Nende bioloogiliseks funktsiooniks on peetud aktiivset toitumist (Hindell jt 1991). V-kujulist sukeldumist on peetud otsimiskäitumiseks, aga ka kiskjate eest varjumiseks (Hindell jt 1991; Chappell jt

1993). Elevanthüljestel (*Mirounga*) on näidatud, et esineb V-kujulisele suhteliselt sarnane sukeldumistüüp, aga selle sukeldumise ja pinnale tulemise nurk on merepinna suhtes tunduvalt väiksem. Seda nimetatakse passiivseks triivimiseks ja on arvatud, et selle funktsiooniks võiks olla hapniku kokkuhoid toidu seedimiseks, aga samal ajal ikkagi edasi liikudes (Crocker jt 1997). On veel kaks väiksemal hulgal esinevaid sukeldumistüüpi, mis on V-kujulise sukeldumisele sarnased: üks neist on tugevalt vasakule ja teine paremale poole kaldu. Nende funktsioonideks või tekkepõhjusteks on pakutud toitumist (Chappell jt 1993), otsimiskäitumist ja merepõhja reljeefi kallet (Schreer ja Testa 1996). U-kujulisi või ka parabooli kujulisi sukeldumisi, mis elevanthüljestel ja adeelia pingviinil (*Pygoscelis adeliae*) esinevad, on peetud V-kujuliste sukeldumistele suhteliselt lähedasteks ja selle funktsiooniks on pakutud rände- ja otsimiskäitumist (Hindell jt 1991; Chappell jt 1993). Beck jt (2003) on hallhüljel kirjeldanud vähesel määral esinevat sukeldumistüüpi nn väänlev lameda põhjaga sukeldumine (ingl k *wiggle dive*), see on sarnane lameda põhjaga sukeldumisele, aga põhjas olemise ajal liigub loom üles-alla.



Joonis 1. Peamised sukeldumistüübid erinevatel loomaliikidel

Hallhülged sukelduvad suhteliselt lühikest aega ja madalale võrreldes näiteks lõuna elevanthülgega, kes võib sukelduda 1500 m sügavusele ja viibida vee all 120 min (Hindell 2002). Enamus täiskasvanud isendeid sukeldub madalamale kui 120 m ja lühemat aega kui 8 min. Emased viibivad vee all keskmiselt kauem kui isased: vastavalt 5,5 min ja 4,9 min, ja veedavad mere põhjas samuti kauem aega: vastavalt 3,4 min ja 2,7 min. Sukeldumissügavuste osas on asi vastupidine: isased sukelduvad keskmiselt 57 m sügavusele ja emased keskmiselt 49 m sügavusele. St Lawrence'i lahes on isased hallhülged maksimaalselt sukeldunud 412 m sügavusele ja emased 354 m sügavusele (Beck jt 2003). Euroopas on hallhüljes peamiselt põhjalt toituja, sukeldudes enamasti kordi mere põhjani (enamasti 60 m, aga osades kohtades kuni 200 meetrini) (Thompson jt 1991). Läänemeres sukelduvad hülged varem avaldatud andmetel enamasti 11 - 40 m sügavusele, vältides palju suuremaid sügavusi kui 51 m (Sjöberg ja Ball 2000). Minu uurimuses sarnanesid vastavad näitajad Sjöberg ja Ball'i (2000) uurimuses leitule.

3. Materjal ja metoodika

3.1. Loomade püüdmine ja saatjate paigaldamine

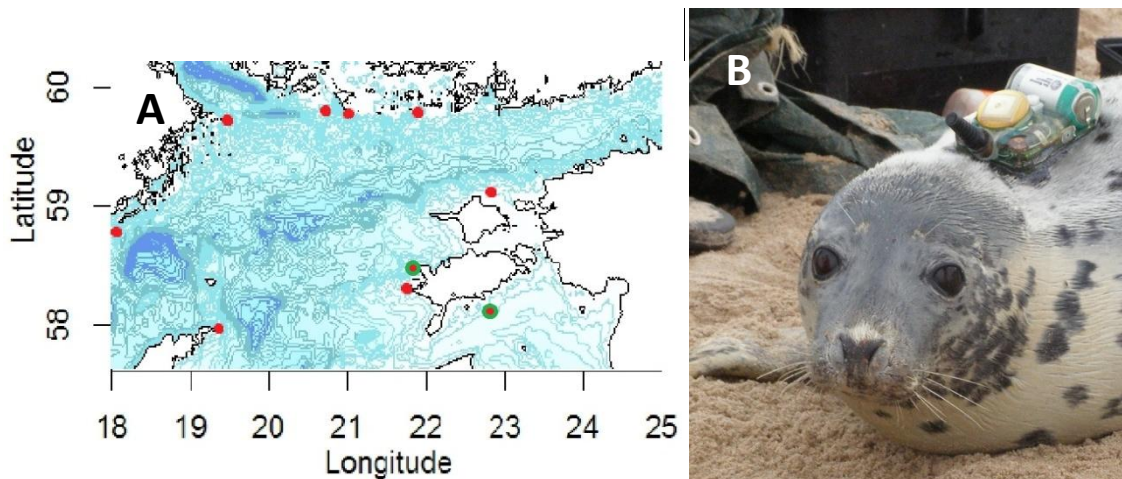
Hallhüljeste püüdmine ja märgistamine GPS/GSM saatjatega, millel osalesin ka mina, toimus Saaremaa läheduses paiknevatel laidudel: Allirahul ja Laevarahul. Välitööd toimusid aastal 2007 juulis. Hüljeste püüdmise paigad (joonis 2 A) on ühed olulisemad lesilad Eestis, kus võib hülgeid kohata aastaringselt: jäävaestel aastatel tulevad emasloomad laidudele poegima, iga-aastaselt mai kuus kasutatakse neid paiku karvavahetuseks ja muul ajal toitumisretkede vahel on need oluliseks peatuspaigaks.

Loomi püüti 150 mm silmamõõduga kapronvõrkudega. Võrgud pandi kahe paadiga allatuult laiu äärde madalasse vette ning lesilast lahkuvad loomad takerdusid võrkudesse. Püügi eesmärgiks oli märgistada täiskasvanud isendeid, seetõttu noorloomad vabastati koha peal v.a. kaks noorlooma Hg17h ja Hg17j. Märgistamiseks sobivatel loomadel määrati sugu (Tabel 1.), kaaluti elektroonilise kaaluga ühe kilo täpsuseni ja uinutati tiletamiin- ja zolazepam hüpokloriidiga (*Zoletil Virbac* 0,05 ml/10 kg kehakaalu kohta). Saatjad paigaldati loomadele kaelale, kuklaluu tagusele alale karva külge epoksiidliimiga. Eelnevalt puhastati ja kuivatati vastav koht piiritusega. Loomad vabastati peale uinuti toime kadumist, keskmiselt 30 minuti möödudes. Loomi koheldi rahvusvahelisi eetikaprintsiipe silmas pidades, põhjustades neile nii vähe stressi kui oli võimalik.

Kõik püütud 6 looma varustati Sea Mammal Research Unit (Suurbritannia) FastLoc GSM Data Logger (GSMDL) märgistega (joonis 2 B). See on telemeetria valdkonnas tehnoloogia eesliini seade, mis võimaldab koguda mitte ainult GPS täpsusega koordinaate ja sukeldumissügavusi 0,5 meetri täpsusega, vaid ka muid keskkonna parameetreid. Seade oli seadistatud asukohta määrama iga 40 minuti tagant või esimesel võimalusel peale selle aja möödumist. Iga 6 tunni tagant proovib saatja saada ühendust GSM võrguga ja kogutud andmed saadetakse GPRS andmesidekõnega serverisse, kus see talletatakse andmebaasi failina. Mina antud uurimuses kasutasin seal sisalduvatest andmetest: kellaaega, GPS koordinaate ja sukeldumissügavusi.

Tabel 1. Saatjatega varustatud hallhüljeste andmed

Nimi	Sugu	Kaal kg	Jälgimisperiood	Sukeldumisi	GPS punkte
Hg17a	F	95	27.07.07.-22.04.08.	47294	5346
Hg17b	F	90	14.07.07.-04.02.08.	37033	3349
Hg17d	F	85	27.07.07.-04.01.08.	27010	3349
Hg17h	M	59	27.07.07.-23.10.07.	21795	1796
Hg17i	M	131	14.07.07.-21.02.08.	10419	1073
Hg17j	F	71	27.07.07.-27.02.08.	46393	5205



Joonis 2. A) Punased täpid peamised lesilad Läänemere keskosas. Rohelised-punased täpid lesilad, kus hülged püüti. B) GPSDL märgisega hüljes.

3.2. Sukeldumiste klassifitseerimine

Saatjas registreeritava sukeldumise kriteeriumiks on see, et loom läheb sügavamale kui 1,5 m (SMRU). Analüüsis kasutasin 189944 sukeldumist esialgsest 219985-st. Põhjuseid selleks on kaks: esiteks filtreerisin välja sügavused, mille keskmine sügavus jäi alla 4 m. Selle eesmärgiks oli vähendada lesilate ümber olevate, seadme mõõtetäpsuse ja lainetuse tõttu võimalikku mõõtmisviga sisaldavate ebamääraste sukeldumiste hulka (Hartcourt jt 2001). Teiseks vähenes sukeldumiste hulk, sest *BCPA* (ingl. *K. Behavioral Change Point Analysis*) algoritm, mida ma kasutasin loomade trajektoori analüüsil, ei saa rakendada esimesele koordinaadile andmerekas. Iga sukeldumine oli määratud 9 sügavuspunktiga. Sügavuspunktid ei olnud määratud juhuslikult, vaid kõik punktid olid seadme poolt jaotatud võrdsete vahedega antud sukeldumisele kulunud ajast. Nende punktide ühendamisel kujunes iga sukeldumist iseloomustav profiil.

Erinevad sukeldumised varieeruvad väga suurel määral, siiski võib täheldada, et mitmeid sukeldumise kujud korduvad. Nende keskmise leidmisel on võimalik saada tüüpkäitumised. Sukeldumiste klassifitseerimiseks kasutasin mittehierarhilist algoritmi *K-means*. *K-means*'i valisin seetõttu, kuna varasemates töödes on ära märgitud, et see saab erinevalt näiteks hierarhilise klassifitseerimise meetodist paremini hakkama suurte andmemahtudega (Kabacoff 2013), mis osutus antud juhul ka oluliseks parameetriks. Oluliseks valikuteguriks oli see, et Schreer jt (1998) tehtud uurimuses, kus oli kasutatud mitme hülgeleigi andmeid, suutis antud meetod nelja erineva (*fuzzy c-means*, *Kohonen self-organizing map*, *fuzzy ART*) meetodi võrdluses sukeldumisi bioloogiliselt kõige paremini klassifitseerida. Sellel algoritmil on mitmeid variante, milledest valisin Hartigan ja Wong

(1979) versiooni. Empiiriliste testidega on näidatud Hartigan'i ja Wong'i algoritmil mitmeid eeliseid võrreldes teiste omalaadsetega (Telgarsky ja Vattani 2010).

Andmete ühtlustamiseks viisin need alguses protsendi ja seejärel Z-väärtuste („Z-score“) kujule. K-means'i miinuseks on see, et sukeldumistüüpide arvu peab eelnevalt määratlema. Andmetes olevate sukeldumistüüpide arvu teadasaamiseks kasutasin Kintigh (1990) meetodit. Meetodis võrreldakse tegelike ja juhuslike vigade ruutude summasid ehk *sum of squared errors* (SSE) lahutatud juhuslikust SSE-st (SSE - rSSE). See variant, kus nende kahe parameetri vahe on suurim, loetakse parimaks sukeldumistüüpide arvuks (joonis 9). Juhuslik SSE põhines algsetel sukeldumisandmetel ja selle valimi suuruseks valisin 250. Peale parima arvu sukeldumistüüpide leidmist, rakendasin *K-means* algoritmi, mis andmetöötlusprogrammis R on *kmeans* funktsiooni nime all (R Development Core Team 2014).

Täpselt ei ole teada, millised on kõigi sukeldumistüüpide bioloogilised funktsioonid. Teada on, et intensiivsel toitumisel esinevad valdavalt lameda põhjaga sukeldumised ja V-kujulised sukeldumised esinevad hallhüljel kiirete sirgjooneliste liikumiste ajal (McConnell jt 1999). Teada saamiseks, mis võiks olla teiste sukeldumistüüpide eesmärk, otsustasin ma vaadata, milliste proportsioonidega nad üksteise suhtes paiknevad. Selleks ma viisin läbi proportsioonide teste kasutades andmetöötlusprogrammi R funktsiooni *prop.test* (R Development Core Team 2014).

3.3. Hallhülge liikumistrajektoori klassifitseerimine

Analüüsi selles osas klassifitseerisin hallhüljeste liikumise kaheks osaks: intensiivne toitumine ja ekstensiivne toitumine. Kasutasin 6 isendi liikumistrajektoori, kes olid kogunud kokku 19000 asukohta. Isaslooma Hg17i trajektoori kärpisin 6 kuud lühemaks, sest tehnilise rikke tõttu hakkas septembris GPS vastuvõtja kellaaeg triivima, mistõttu suurt osa koordinaate polnud võimalik kasutada, järele jäi 51 päeva andmestik.

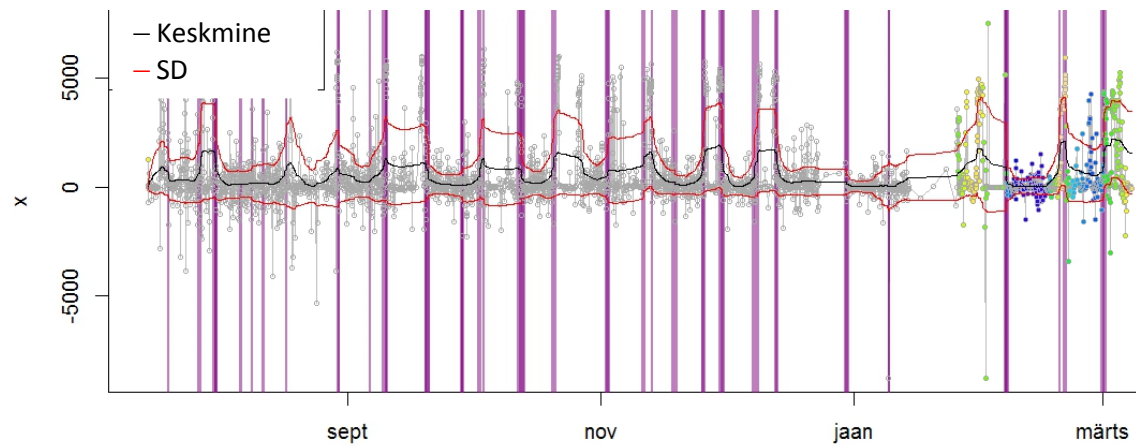
Algsel kujul andmeid kasutada polnud võimalik, sest andmestikus esines trajektoorilt tugevalt hälbinud koordinaate - nn „piike“, mis analüüsi oluliselt mõjutama oleks hakanud. Seetõttu kasutasin trajektooride korrigeerimiseks kiirusel põhinevat filtreerimisalgoritmi *vmask* funktsiooni R andmetöötlusprogrammi andmepaketis *argosfilter* (McConnell jt 1992; Freitas 2012). Suurimaks lubatud punktidevaheliseks keskmiseks kiiruseks merepinnal võtsin 2 m/s. Ebasobivaks osutus 2% asukohtadest.

Mereloomade trajektooride analüüsimine on raskendatud, sest andmeid kogutakse ebaregulaarselt, vastavalt sellele kuidas isend pinnal hingamas käib. Paraku suurem osa

liikumise analüüsimise mudeleid on mõeldud regulaarse aegreaga andmestikule (Gurarie jt 2009). Seepärast valisin liikumise analüüsiks suurima tõepära meetodit kasutava „käitumise muutuspunkti analüüsi“ (BCPA), mis leiab kõige tõenäolisema käitumise muutuse hetke (Gurarie jt 2009). Selles analüüsis kasutasin andmestikust kahte parameetrit: asukoht ja aeg. Esiteks teisendasin nurkkoordinaadid, kasutades R andmepaketti *rgdal*, ristkoordinaatideks kasutades projektsiooni WGS84 (Bivand jt 2014). Seejärel arvutasin kogu trajektoori pikkuses püsikiiruse (ingl k *persistence velocity*) $V_p = V \cdot \cos(\theta)$, kus V on ühe sammu (ühast asukohast teise) keskmine kiirus ja θ on trajektoori pöördenurk antud koordinaadi juures. Nimetatud muutujale rakendasin BCPA analüüsi, mis R andmepaketis *bcpa* on *WindowSweep* funktsiooni nime all (Gurarie 2013).

Enne analüüsi läbi viimist tuli funktsioonis määrata veel nn akna laius (ingl k *window size*), mis piiritleb kui pikale trajektoori lõigule (mitu asukohapunkti) mudelit rakendatakse. On oluline silmas pidada, et mida suurem on akna laius, seda pikem on mudeli mälu (Gurarie jt 2009). Bioloogilise tähendusega väärtuse saamiseks arvutasin kahe asukohapunkti vahelise keskmise aja, mis oli 1,3 tundi. Kahe asukoha vaheline kestus varieerus suurelt, mis oli paar minutit kuni 3000 min. Üle 80 % neist olid vahemikus 15 kuni 90 min. Järgmiseks lugesin kokku mitu erineva pikkusega (min 50 km) asukoha vahetust sooritasid kõik loomad kokku nende vaatluse aja jooksul, tulemuseks oli 142. Keskmise rände kestus oli 191 tundi ja jagades selle keskmise asukoha muutusega 1,3 tundi, sain akna laiuseks 145 asukohapunkti. Antud funktsioonis on võimalik muuta ka Bayes'i informatsiooni kriteeriumis (BIC) oleva muutuja suurst, mis reguleerib analüüsi konservatiivsust: mida väiksem vastav muutuja seda konservatiivsem (Gurarie jt 2009). Antud töös jäin ma enimkasutatud definitsiooni juurde, kus see on väärtusega kaks.

BCPA määrab küll ära, millal on kõige tõenäolisem muutus käitumises, aga ei klassifitseeri neid muutusi ühte või teise rühma (joonis 3). Analüüsis tekivad trajektoori lõigud neis sisaldunud V_p -de keskmise väärtusega. Neid väärtuse suuruse järjekorras x-teljele reastades selgus, et osadel loomadel üleminekud intensiivsest toitumise faasist ekstensiivsesse on üsna raskesti määratavad. On teada, et hallhülged viibivad 75% ajast 50 km raadiusega ala sees (Sjöberg ja Ball 2000). Seetõttu jagasin trajektoirilõigud nimetatud proportsiooni järgi kahte rühma: intensiivseks toitumiseks ja ekstensiivseks toitumiseks. Selgemini sellise mustri järgi liikunud emaslooma Hg17b käitumine kinnitas, et ka teistele uurimuse hallhüljestele võib seda proportsiooni rakendada.



Joonis 3. Emaslooma Hg17b trajektoori *BCPA* analüüs. Püstjoontega on näidatud kõige tõenäolisemad käitumise muutuskohad. X-iga on tähistatud muutuja V_p .

Intensiivsete ja ekstensiivsete alade enamkasutatud piirkondade esiletoomiseks ja pindalade arvutamiseks kasutasin normaal-kerneli tihedusfunktsiooni, mis R andmepaketis *adehabitatHR* on vastavalt funktsioonid *kernelUD* ja *kernel.area* (Worton 1995; Calenge 2011). Kerneli silumisparameetri h arvutasin Wand ja Jones'i (1995) meetodi järgi, mis R andmepaketis *KernSmooth* on funktsioon *dpik* (Wand 2014).

3.4. Intensiivse ja ekstensiivse toitumiskäitumise võrdlus sukeldumistüüpide järgi

Toitumiskäitumiste võrdluseks sukeldumistüüpide järgi kasutasin Pearson'i hii-ruut testi, mis rakendati eraldi iga isendi kohta. Selles võrdlesin omavahel ekstensiivset ja intensiivset toitumist, et teada saada, kui suur on nende vaheline erinevus. Hii-ruut testi tegemiseks kasutasin andmetöötlus programmi R funktsiooni *chisq.test* (R Development Core Team 2014).

Kõik statistilised analüüsid tehti andmeanalüüsi programmiga R versioon 3.0.3 (R Development Core Team 2014). Kaartide joonistamiseks kasutasin R andmepaketti *marmap* (Pante ja Simon-Bouhet 2013).

4. Tulemused

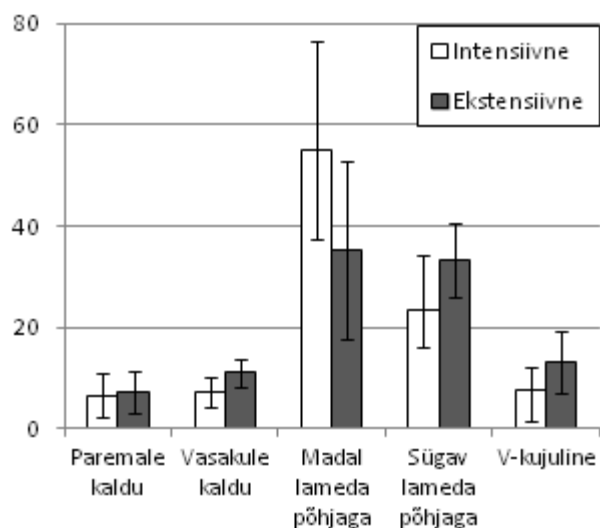
4.1. Intensiivse ja ekstensiivse toitumiskäitumise võrdlus sukeldumistüüpide järgi

Iga looma kohta tehtud hii ruut-testid näitasid, et intensiivne ja ekstensiivne käitumine erinesid kõigil isenditel oluliselt (tabel 2). Seosed ei olnud kõikidel loomadel sama suunalised, näiteks esines isenditel Hg17a ja Hg17h vasakule kaldu V-kujulist sukeldumistüüpi intensiivse toitumise ajal proportsionaalselt rohkem, kuid teistel isenditel oli suhe vastupidine. Suurimad hii-ruut väärtused on loomadel Hg17b ja Hg17j vastavalt 2636,065 ja 2086,513.

Tabel 2. Intensiivse ja ekstensiivse toitumiskäitumise võrdluse hii ruut testide tulemused eri isenditel

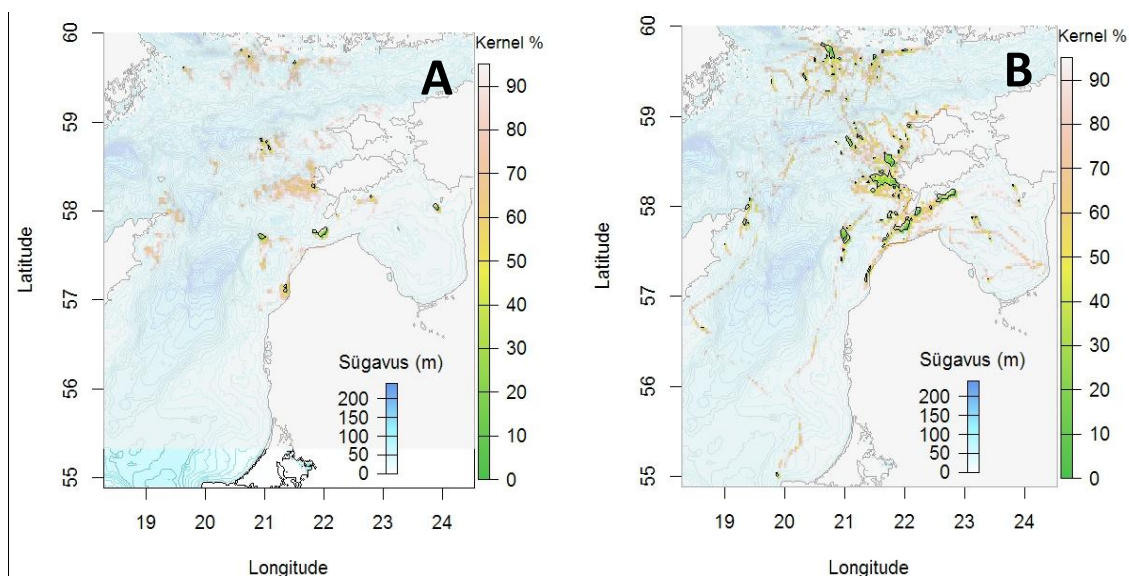
Nimi	Hii ruut	vabadusastmed	n	p<
Hg17a	1357,523	4	47294	0,0001
Hg17b	2636,065	4	37033	0,0001
Hg17d	1431,399	4	27010	0,0001
Hg17h	521,947	4	21795	0,0001
Hg17i	335,465	4	10419	0,0001
Hg17j	2086,513	4	46393	0,0001

Intensiivse ja ekstensiivse toitumistüübi kohta leidsin igal isendil eraldi, millistes proportsioonides esinevad sukeldumistüübid (Lisa 1). Kõikide loomade puhul on selgesti näha, et keskmiselt kasutati kõige rohkem lameda põhjaga sukeldumisi (joonis 4). Intensiivsest toitumisest moodustasid need 78,6% ja ekstensiivsest toitumisest 68,6%. Ekstensiivse toitumise puhul on näha, et madalate lamedapõhjaliste sukeldumiste osakaal väheneb oluliselt ($t=8,34$; $df=5$; $p=0,0002$). Teiste tüüpide (vasakule kaldu, sügav lamedapõhjaline ja V-kujuline) osakaal ekstensiivse toitumise ajal kasvab oluliselt ($t=3,03$; $df=5$; $p=0,014$; $t=4,86$; $df=5$; $p=0,002$; $t=4,96$; $df=5$; $p=0,002$), v.a. paremale kaldu sukeldumiste puhul, kus ekstensiivset toitumist oluliselt rohkem ei esinenud ($t=0,62$; $df=5$; $p=0,28$). Teistest hüljestest eristus olulisel määral emasloom Hg17b, kes kasutas intensiivsel toitumisel peamiselt madalaid lameda põhjaga sukeldumisi (91,2% sukeldumistest).

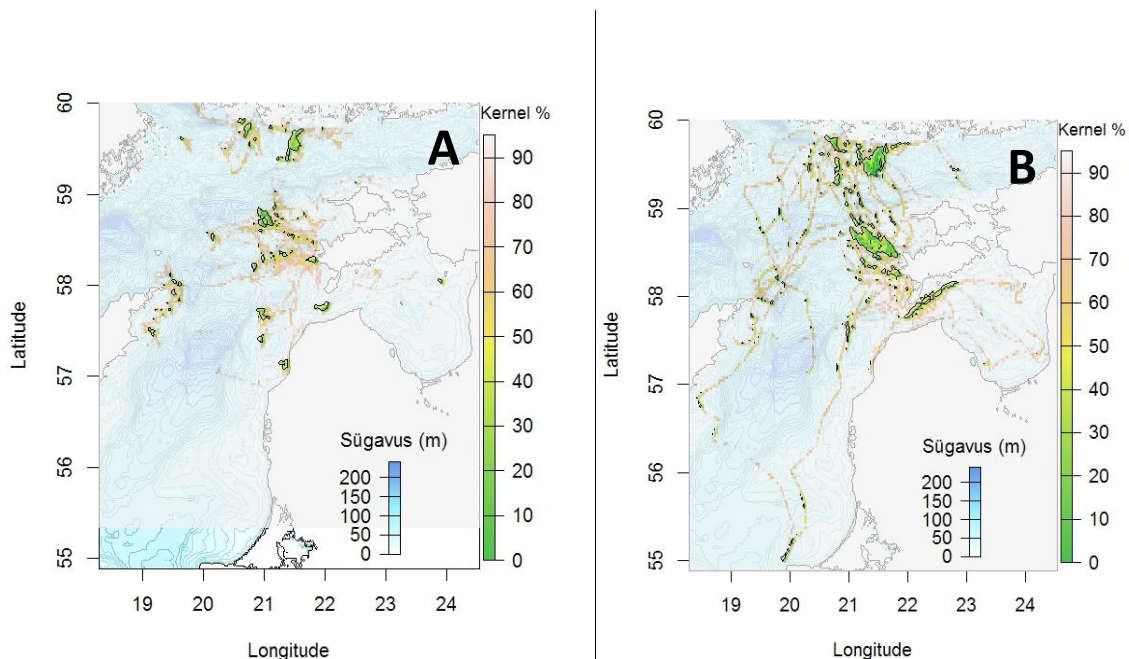


Joonis 4. Erinevate sukeldumistüüpide osakaal toitumistüüpide kaupa (%), kõik loomad. Piiratud vahemik tähistab standardhälvet. Intensiivne toitumine n=133051 ja ekstensiivne toitumine n=56893.

Leidsin olulisemad kohad, kus loomad suure tõenäosusega edukalt toituisid (joonis 5 ja 6) ja need olid määratletud madalate ja sügavate lameda põhjaga sukeldumistüüpide järgi. Madala lameda põhjaga sukeldumistüübi tuumikalade pindalaks intensiivse toitumise aladel sain 237 km² ja ekstensiivse toitumise aladel sain 1353 km² (50% kernel; n=78646 ja n=19245). Sügava lameda põhjaga sukeldumistüübi tuumikkohtade pindalaks intensiivse toitumise aladel sain 1406 km² ja ekstensiivse toitumise aladel sain 3636 km² (50% kernel; n=29513 ja n=19181).



Joonis 5. A intensiivne ja B ekstensiivne toitumine. Madala lameda põhjaga sukeldumistüübi kasutuse tuumikalad vastavalt toitumistüübile kõikide loomade kohta (50% kernel alad joonitud).



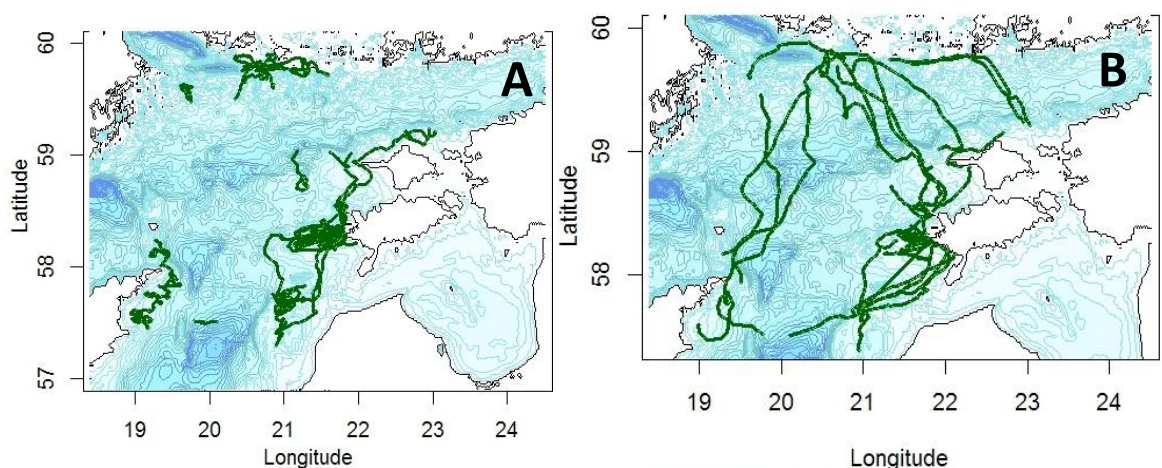
Joonis 6. A intensiivne ja B ekstensiivne toitumine. Sügava lameda põhjaga sukeldumistüübi kasutuse tuumikalad vastavalt toitumistüübile kõikide loomade kohta (50% kernel alad joonitud).

Arvutasin igale isendile vastavalt 95% ja 50% kerneli pindala (tabel 3). Varieeruvus isendite vahel on küllaltki suur, intensiivse toitumise puhul erinesid pindalad kuni 26 korda ja ekstensiivsel toitumisel kuni 16 korda. Ekstensiivse ja intensiivse toitumise pindalade suuruse erinevus 95% kerneli puhul oli neljal isendil keskmiselt $1,65 \pm 0,06$ (\pm SD) korda ning kahel isendil Hg17b ja Hg17i tunduvat suurem. 50% kerneli puhul jäi viiel isendil erinevus 2-5 korra piiresse ja isasloomal Hg17i oli ekstensiivse toitumise pindala 23 korda suurem kui intensiivse toitumise pindala. Lugesin igal isendil kokku intensiivse toitumisala 50% kerneli sees olevad laigud, mis on toodud tabelis 3. Samas tabelis on toodud ka nimetatud laigu keskmine suurus.

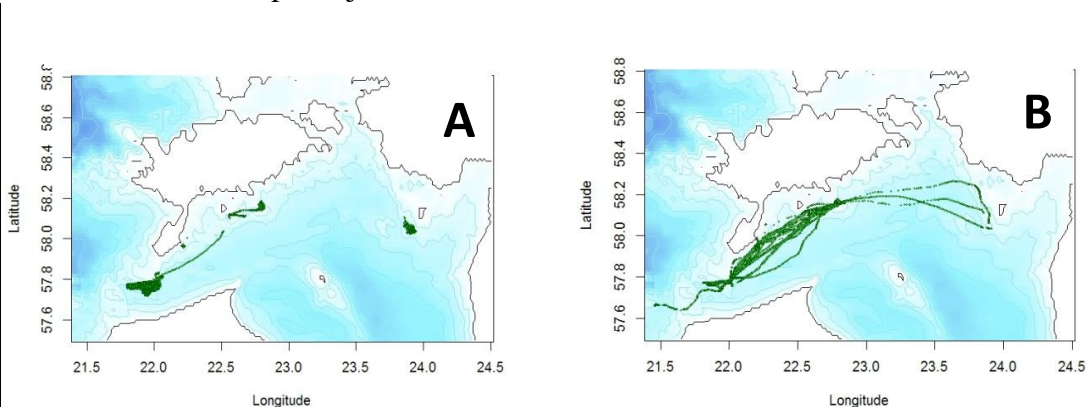
Tabel 3. Pindala (km^2) kerneli tõenäosuse järgi intensiivsetel ja ekstensiivsetel toitumisaladel (\pm SD). Madalad ja sügavad lamedapõhjalised sukeldumistüübid kokku pandud.

Nimi	<u>Intensiivne toitumine</u>		<u>Ekstensiivne toitumine</u>		Toitumislaiude arv intensiivse toitumise 50% kerneli järgi	Intensiivse toitumislaiugu keskmine suurus km^2
	95% kernel	50% kernel	95% kernel	50% kernel		
Hg17a	4146	332	6708	1247	17	19,5
Hg17b	161	33	919	82	3	11
Hg17d	2759	205	4670	1162	10	20,5
Hg17h	1149	182	1824	360	14	13,0
Hg17i	404	56	5695	1310	4	14,0
Hg17j	3956	384	6809	1305	22	17,5
Keskmine	$2095,8 \pm 1766,7$	$198,7 \pm 141,6$	$4437,5 \pm 2514,9$	$911,0 \pm 544,3$		$15,9 \pm 3,8$

Otsisin uuritud kuue looma seast erinevaid käitumisstrateegiaid. Kolm emast isendit Hg17a, Hg17d ja Hg17j võib rühmitada samasse gruppi sarnase toitumisalade kasutuse järgi. Nad sarnanesid selle poolest, et neil olid kõige suuremad intensiivse ja ekstensiivse toitumise alad ning need alad olid sarnaste proportsioonidega (tabel 3). Neil loomadel oli intensiivsetel toitumisaladel palju erinevaid toitumislaukusi, mida erineval määral kasutati (joonis 7). Teistest loomadest eristus emasloom Hg17b, kelle käitumist iseloomustavad kõige paremini: paiga truudus ja käitumise rütmilisus (joonis 8). Sellel isendil oli suveperioodil üks kindel toitumislauk ja sügisel lisandus teine, millele ja millelt ära liikus loom peaaegu sirgjoont mööda, need laigud asusid rannikule väga lähedal. Samuti eristas teda teistest isenditest keskmiselt väga madalad sukeldumised (Lisa 1). Mõlemad isasloomad Hg17h ja Hg17i käitusid üksteisest ja emasloomadest erinevalt. Isaslooma Hg17h käitumine oli väga lokaalne, kui välja arvata ränne Saaremaalt Ahvenamaa saarestikku. Isaslooma Hg17i iseloomustasid tunduvalt pikemad liikumised Läänemere ulatuses kui teistel isenditel.



Joonis 7. A intensiivne ja B ekstensiivne toitumine. Looma Hg17j tüüpiline käitumine erinevate toitumistüüpide ajal.

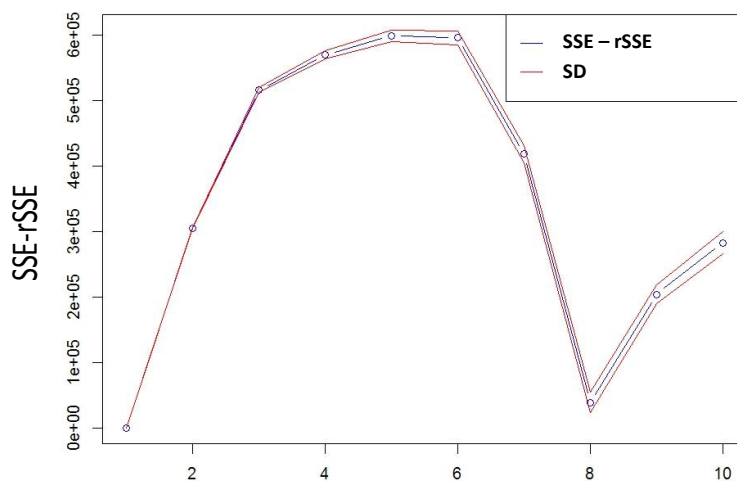


Joonis 8. A intensiivne ja B ekstensiivne toitumine. Looma Hg17b tüüpiline käitumine erinevate toitumistüüpide ajal.

4.2. Sukeldumiste klassifitseerimine

4.2.1 Sukeldumistüüpide leidmine

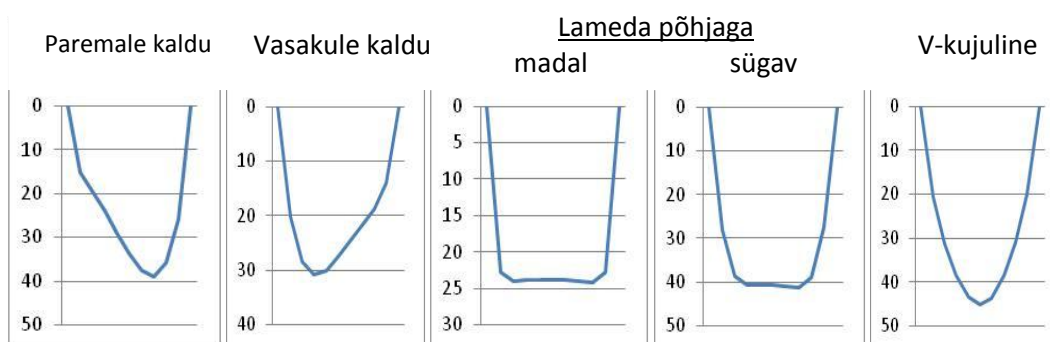
Sukeldumiste klassifitseerimiseks *K-means* algoritmiga, leidsin esmalt kõige sobilikuma sukeldumistüüpide arvu, milleks oli viie tüübiga variant (joonis 9).



Võimalikud sukeldumistüüpide arvu variandid

Joonis 9. Parim sukeldumistüüpide arv on määratud kohaga, kus SSE ja rSSE vahe absoluutväärtus on suurim ($|SSE-rSSE|=\max$; $n=189944$ iga variandi kohta).

K-means algoritmi rakendamisel kõigile sukeldumistele saadi 5 sukeldumistüüpi (joonis 10). Iga sukeldumistüüpi tekkis erineval hulgal, vastavalt joonisel (joonis 10) toodud järjekorrale tabelis (tabel 4).



Joonis 10. Viie sukeldumistüübi keskväärtused. Profiilid joonistel on määratud 11 sügavusega, mis x-teljel on võrdsete vahemaade tagant ja y-teljel on sügavus meertites. Arusaadavuse parandamiseks lisasin joonistele 0 sügavuse.

Tabel 4. Sukeldumistüüpide osakaalud (%) ja keskmised väärtused sügavuse, sukeldumisele kulunud aja ja pinnal oldud kahe sukeldumise vahelise aja kohta. Rasvases kirjas käesoleva uurimuse andmed (\pm SD; n=189944) ja kursiivis Loode-Atlandi vastavad andmed (Beck jt 2003).

	Paremale kaldu	Vasakule kaldu	<u>Lameda põhjaga</u>		V-kujuline
			madal	sügav	
Osakaal %	6,2	8,1	51,5	25,6	8,5
	7	14,2	73,2		5,7
Sügavus (m)	38\pm13,3	31\pm9,2	28\pm10,4	40\pm14,4	43\pm14,7
	32	53	57-62		26
Sukeldumine (min)	3,8\pm0,56	3,5\pm0,77	5,1\pm1,05	4,1\pm0,65	3,3\pm0,45
	5,2	5,4	5,5-6,8		3,3
Pinnal (min)	1,3\pm0,35	1,1\pm0,38	0,9\pm0,14	1\pm0,27	1,4\pm0,62

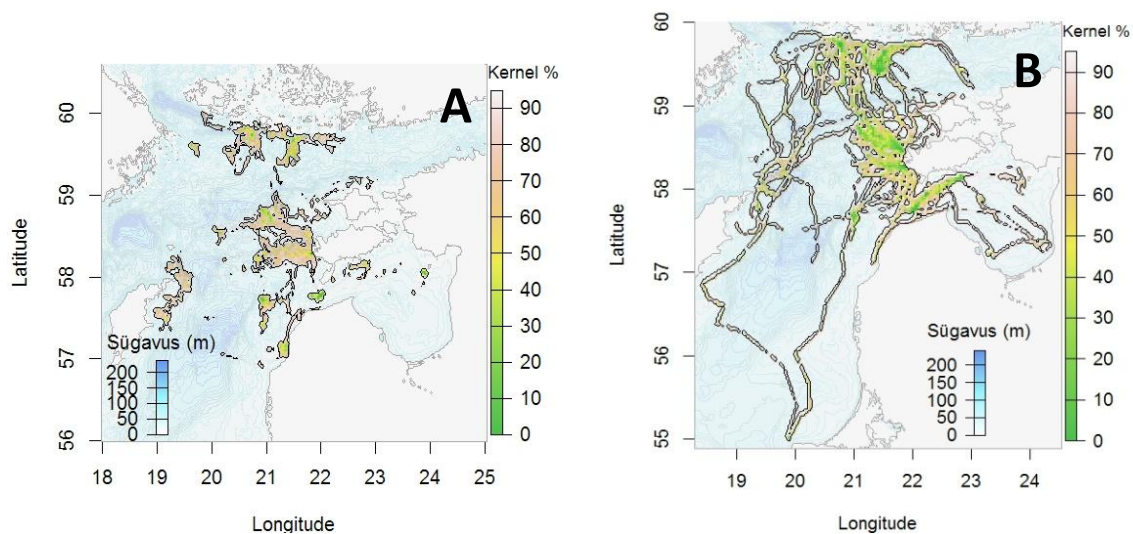
4.2.2. Sukeldumistüüpide omavahelised seosed

Võtsin andmetabelist välja paremale kaldu, vasakule kaldu ja V-kujulised sukeldumistüübid, mis asusid vastavalt madalate ja sügavate lameda põhjaga sukeldumistüüpide ees või järel (joonis 10). Proportsioonide analüüsis osalenud eelmises lauses nimetatud sukeldumistüüpide variandid esinesid vähesel määral madalate ja sügavate lameda põhjaga tüüpide ees sagedamini kui järel või vastupidi ($\chi^2=12,3358$; df=5; n=42621; p=0,031). Paremale kaldu ja vasakule kaldu tüübid esinesid vastavalt 5% ja 26% võrra sagedamini ning v-kujuline tüüp 29% võrra harvemini koos madala lameda põhjaga tüübiga kui eeldatud ($\chi^2=1400,503$; df=3; n=15666; p<0,0001). Paremale kaldu esines 18% harvemini ja V-kujuline sukeldumistüüp 13% sagedamini kui oodatud ning vasakule kaldu tüüp esines vastavalt ootusele koos sügava lameda põhjaga sukeldumistüübiga ($\chi^2=594,7674$; df=3; n=26955; p<0,0001). Paremale kaldu ja vasakule kaldu tüübid esinesid koos V-kujulise sukeldumistüübiga peaaegu ootuspärasel määral vastavalt 5% võrra sagedamini ja 4% harvemini ($\chi^2=34,6961$; df=2; n=7953; p<0,0001).

4.3. Hallhülge liikumistrajektoori klassifitseerimine

Klassifitseerisin liikumistrajektoori kaheks osaks: intensiivse ja ekstensiivse toitumiskäitumisega liikumiseks. Mõõtmiste summana oli ekstensiivsele ja intensiivsele sukeldumisele kulunud aega vastavalt 288 ja 762 päeva (kõik isendid). Kõigi uuritud hüljeste kohta saadud keskmiseks intensiivse toitumisala suuruseks oli 2294 km² (95% kernel; 163-4654 km²) ja ekstensiivse toitumisala suurus oli keskmiselt 4670 km² (95% kernel; 1024-7779 km²). Hüljeste elupaigad olid suures osas kattuvad ja kokku tuli kuue hülge intensiivse toitumisala suuruseks 9935 km² ja ekstensiivse toitumisala suuruseks

20163 km² (95% kernel; joonis 11). Nimetatud käitumiste tuumikalade suuruseks oli vastavalt 611 ja 3849 km² (50% kernel).



Joonis 11. A intensiivne ja B ekstensiivne toitumine. Joon ümber kerneli tõenäosuse tähistab 95% kernelit.

5.Arutelu

5.1.Intensiivse ja ekstensiivse toitumiskäitumise võrdlus sukeldumistüüpide järgi

Uurides mereimetajate toitumiskäitumist, on oluline teada, millal loom kõige suurema tõenäosusega on saaki kätte saanud. Kasutades lihtsalt ARS-i jääb arvesse võtmata suur osa aspekte mis kirjeldavad, kuidas ja milliste valikutega loom oma saagi kätte saab.

Selle töö tulemused näitasid, et kuuel uuritud hallhülgel ekstensiivne ja intensiivne käitumine erinesid oluliselt sukeldumistüüpide alusel, mis oli ka ootuspärane ja seda on ka varasemates töödes on näidatud (Thompson jt 1991). Ekstensiivse toitumise ajal kasutati proportsionaalselt rohkem sügavat lamedapõhjalisi ja V-kujulisi sukeldumisi (joonis 10). Sügavaid lamedaid sukeldumisi seostatakse aktiivse toitumisega ja V-kujulisi toidu otsimisega (Hindell jt 1991). Peamine põhjus, miks sügavaid lamedapõhjalisi sukeldumisi rohkem esines, võib olla, et ekstensiivsete alade sisse jääb rohkem sügavaid alasid, mida loomad ületavad. Neil aladel toitu otsides võivad mingid saakliigid asuda sügavamal. Sügava lamedapõhjalise sukeldumise ajal on hülge põhjas veedetud aeg lühem kui madala lamedapõhjalise sukeldumise ajal, järelikult võib sel olla seos laigu kvaliteediga. Ekstensiivse toitumise aladel veedavad loomad ainult veerandi oma merel oldud ajast ja võib eeldada, et selle põhjus on toidu hõredam paiknemine. Thompson'i ja Fedak'i (2001) sukeldumise otsustusmudeli järgi on loomal kehvades laikudes kasulik sukeldumine varem lõpetada kui piisavalt vara saaki ei kohata. Sama saab väita V-kujuliste sukeldumiste kohta, kus laigu kehvema kvaliteedi tõttu lühikesi sukeldumisi esineb sagedamini. Ülejäänud sukeldumistüüpidest paremale kaldu sukeldumised esinesid isenditi erinevalt: mõnel oli see suuremal määral esindatud intensiivsel toitumisel teistel ekstensiivse toitumise ajal. Selle põhjal ei saa öelda kas, toitumiskäitumisel mingit mõju võiks olla. On oletatud selle sukeldumistüübi funktsiooniks otsimiskäitumist või põhjuseks merepõhja reljeefi kallet, aga selguse saamiseks peaks ilmselt valimit suurendama (Schreer ja Testa 1996). Vasakule kaldu sukeldumised olid suurema osakaaluga esindatud ekstensiivse toitumise aladel. Sellele käitumisele on pakutud samu funktsioone, mis paremale kaldu sukeldumistüübilegi. Kui paremale ja vasakule kaldu sukeldumised tekivad läbi merepõhja reljeefi muutuste tõttu, siis peaks neid olema enamvähem võrdses proportsioonis.

Tööst selgus, et Läänemeres hallhülged toituvad olulisel määral ekstensiivse toitumiskäitumise ajal. Varasemates töödes on pigem näidatud (Thompson jt 1991), et lamedapõhjalist sukeldumistüüpi esineb peamiselt aeglase ja nurgelise liikumisega

toitumisaladel (käesolevas töös klassifitseeriti intensiivseks toitumiseks) ning V-kujulist sukeldumist sirgjoonelistele, suhteliselt kiirete liikumiste puhul (käesolevas töös klassifitseeriti ekstensiivseks toitumiseks). Üks põhjus selleks erinevuseks võib olla, et käesolevas töös on ARS valesti määratud. Töös kasutatud ajakasutuse proportsioonid 75 ja 25% võivad olla isenditi palju varieeruvamad ning sellise piiri tõmbamine muutis oluliselt reaalselt olukorda, kus ekstensiivse toitumise sisse sattus ka palju intensiivse toitumise sukeldumisi ja vastupidi. Sellele räägib vastu joonis 5 ja 6 kujutatud A ja B võrdlev vaatlus. Juhul kui suur osa sukeldumisi oleks arvutuslikult sattunud ühest toitumisstrateegiast teise peaks see tugevat mõju avaldama tuumikalade paiknemisele. Ekstensiivse toitumise tuumikalad oleks sel juhul tunduvalt sarnasemad intensiivsega, sest need on tunduvalt kontsentreeritumad. Samas ei saa väita, et mingil määral see piir nihkes pole: üleminek ühelt toitumistüübilt teisele oli enamikul isenditest valdavalt sujuv ja selgelt jälgitav oli ülemineku ala. Teiseks, et see kirjeldab siiski reaalselt olukorda, kus hallhülged Läänemeres käituvadki teisiti kui Atlandi ookeanis. See versioon on realistlik, sest Atlandi ookeanis toituvad hülged teistest kalaliikidest, kelle paiknemine ruumis võib oluliselt erineda Läänemere saakobjektidest. See sunnib loomi kasutama teistsugust strateegiat. Võib olla nii, et Atlandi ookeanis jäävad intensiivse toitumisala ja lesila vahele suhteliselt saagivaesed piirkonnad, kus aktiivsem toiduotsimine vahepeal ei tasu ära. See ei pruugi nii olla Läänemeres. Kui toetuda Thompson'i ja Fedak'i (2001) sukeldumise otsustusmodelile, siis see mudel pigem kinnitab eelnevat hüpoteesi - saagi kohtamise tõenäosus teekonnal intensiivse toitumisala suunas ja tagasi peab olema piisavalt suur suurendamiseks sukeldumiste ajal põhjas oleku aega, et see vaev ära tasuks.

Täpselt ei saa öelda, kas uuritud hülged ja nende erinevad toitumistaktikad viitavad, ka püütava kalaliigi vahetusele. Tuginedes Smout jt (2014) modelile, kus Atlandi ookeani hallhülged võtsid meelsasti kasutusele alternatiivseid saakobjekte võib oletada, et ka Läänemeres võib sarnane olukord esineda. Vaadates intensiivse toitumisstrateegia tuumikalade (50% kernel) suuruseid (tabel 3), siis sellest võib järeldada, et jahitav kalaliik pidi seal olema suhteliselt arvukas ja tihedas kontsentratsioonis. Läänemere neis osades oli suurte kogumitena esinevad kalaliigid räim ja kilu (Casini jt 2014; ICES 2012). Ekstensiivsetel toitumisaladel, kus hülged panustasid tunduvalt vähem ressursi saagi otsimisele võib arvata, et sealsed saakliigid ei moodusta püsivaid kogumeid nagu räim ja kilu. Peamiselt põhjast toitujale oleks potentsiaalseks saagiks bentilise eluviisidega kalad nagu lest ja emakala, aga samas ei saa täielikult välistada ka seal kilu ja räime. Mitte kõik parved ei pruugi olla suured ja tihedad ning hülged ei pruugi neis pikalt peatuda.

Joonis 5 ja 6 vaatlusel võime märgata, et suur osa intensiivsete toitumispriirkondade tuumikaladest paiknevad lesila poolt vaadates toitumisalade perifeerses osas. Samuti on näha, et mitmel loomal, näiteks Hg17d, Hg17i ja Hg17j jääb toitumise üks tuumikaladest Läänemere keskosast lõuna poole ja Hg17i sooritas toitumisirändeid Kaliningradi lähistele Ahvenamaa saarestikust, seal on teada tursa (*Gadus morhua*) rohkearvulisem esinemine (ICES 2012). Üheks selle käitumise põhjuseks võib olla lesilate lähinaabruse mõju. Läänemere keskosas on hallhüljeste arvukus suurim, ~22000 isendit kui lõuna pool on alla 2000 looma (Härkönen jt 2013). Lesilate ümbruses võib hüljeste suure arvukuse tõttu sobilikku toitu vähem olla kui eemal. Lesilale lähemal võib ka isendite vaheline konkurents olla tunduvalt suurem. Siin töös võib selline mõju olla täiesti olemas, sest kinnipüütud isenditest kaks väiksemat olid veel noored (*juv*) ja ülejäänud suguküpsuse künnisel (*subad*). Atlandi ookeani loodeosa hallhüljeste puhul on täheldatud, et nooremad isendid teevad pikemaid toitumisretki ja toituvad rannikust eemal, selle põhjuseks on pakutud rannikualadel tugevamat konkurentsi (Breed jt 2011). Selle töö valimi väiksuse ja kallutatuse tõttu ei saa välistada ka seda, et suur osa hülgeid külastavadki väikest hulka suurima energiatihedusega laiike nagu on näidanud Lidgard jt (2012) Loode-Atlandi hallhüljestel.

Toitumisalade kasutamine uuritud loomadel erines päris suurel määral. Galapagose merilõvi puhul on leitud, et ühe populatsiooni sees kasutavad erinevad isendid erinevaid toitumisstrateegiaid (Amtmann jt 2008). Hallhüljel on isenditi erinevad käitumisstrateegiad sarnaselt galapagose merilõville isegi eeldatavad, sest lähiminevikus toimunud Läänemere hüljeste arvukuse 20 kordne langus põhjustas paljude alade mahajätmise, mida nüüd asurkonna depressioonist läbi käinud liik uuesti hõivab ning selle protsessi käigus kasvab ka liigisisene konkurents ning ökoloogiliste nišside otsing. Läänemeri on väga liigendatud nii geograafiliselt kui ka keemiliselt, mis avaldab olulist mõju potentsiaalsete saakloomade ruumilisele jaotusele. Uuritud kuue looma seast kolm emast isendit (Hg17a, Hg17d ja Hg17j) võib rühmitada samasse gruppi sarnase toitumisalade kasutuse järgi (joonis 7), kasutades peamiselt Läänemere avaosa. Teistest loomadest eristus emasloom Hg17b (joonis 8). Võib arvata, et selline ühe väga piiratud ala ja sügavusvahemiku kasutamine võiks viidata spetsialiseerumist mõnele üksikule saakliigile. Spetsialiseerumist vähestele liikidele on hallhülge puhul varem ka mainitud (Beck jt 2007). Põhjuseks võib olla ka see, et loomal on aja jooksul varasema kogemuse põhjal välja kujunenud parimad toitumispaidad, kust ta saab kätte vajaliku energia. Isaslooma Hg17h oli suuruselt kõige väiksem ja ilmselt ka noorim. Erinevalt Breed'i jt

(2011) uuringus kirjeldatud Loode-Atlandi hallhüljestele, kus noorloomad liikusid palju laiemalt ringi kui vanaloomad, käitus see isasloom vastupidiselt. Edela-Soomes tehtud telemeetrilised uuringud näitasid, et sealsed hallhülged olid tunduvalt paiksemad saarestiku sees ja selle läheduses ning sattununa Läänemere avaossa hakkasid nad liikuma palju suuremal territooriumil (Lehtonen jt 2012). Selge on, et ühe isaslooma põhjal ei saa midagi kindlat väita, eriti veel olukorras, kus saatja töötas suhteliselt lühikest aega. Isasloom Hg17i võis kasutada oma suuruse eelist ja tegi rändeid tursa tihedamatele levikualadele Läänemere lõunaosas. Pomeroy jt (2013) on ka näidanud, et suuremad hallhülged teevad pikemaid ja kauem kestvaid toitumISRändeid. Nende kuue looma põhjal ei saa usaldusväärseid järeldusi teha kogu populatsiooni kohta ja paika panna strateegiate esinemissagedust populatsioonis, aga siiski on võimalik kirjeldada strateegiaid ja käitumismustreid ning hiljem valimi suurenedes on võimalik teha ka kogu populatsiooni puudutavaid järeldusi. Samuti teha liikidevahelisi võrdlevaid analüüse analoogiliste uuringutega Läänemerest, Põhja Atlandilt või Kaspia merelt.

5.2. Sukeldumiste klassifitseerimine

5.2.1. Sukeldumistüüpide arvu leidmine

Selles uurimuses *K-means* algoritmi pakutud viis sukeldumistüüpi saadi kõikide loomade sukeldumise andmete põhjal (joonis 10). Sama varianti katsetati ka iga looma kohta eraldi, tulemused olid väga sarnased. Viie sukeldumistüübi varianti on kasutanud ka Beck jt (2003) Loode-Atlandi hallhüljestele. Siin töös leitud sukeldumistüübid on identsed, erinevalt ühest, mida seal kutsuti nn väänleva põhjaga sukeldumiseks (ingl k *wiggle dive*), mis on kõige sarnasem madalale lamedapõhjaga sukeldumisele. Antud töös sellist sukeldumistüüpi ei leitud, sest kasutada olevas seadmes puudus vastav mõõdetud parameeter, mis Beck'i jt (2003) seadmes olemas oli. Kui võrrelda selles töös saadud tulemusi ja Loode-Atlandi hallhülgeid, siis saab sellest tehnilisest asjaolust sõltumata lamedapõhjalisi sukeldumisi käsitleda ühes grupis. Käesolevas töös oli lamedapõhjalisi 3,8% ja V-kujulisi sukeldumisi 2,8% võrra rohkem ning vasakule kaldu 6,1% ja paremale kaldu sukeldumisi 0,8% võrra vähem. Sukeldumisele kulunud aja poolest olid selle töö kõik sukeldumised, v.a. V-kujulised, umbes ühe minuti võrra lühemad. Samuti olid lamedapõhjalised sukeldumised selles töös keskmiselt oluliselt madalamad. Oluliselt sügavamaid sukeldumisi on näidatud ka Iirimaal uuritud hüljestele, kus kõikide sukeldumiste keskmiseks sügavuseks oli 57 ± 48 m (Jessopp jt 2013). Oluliselt kesisemaid sukeldumise näitajaid on Läänemeres täheldatud ka varem Sjöberg'i ja Ball'i (2000) töös,

kus näidati siinsete hüljeste enamus sukeldumisi jäi vahemikku 10-40 m. Läänemere batümeetria ei võimalda väga sügavaid sukeldumisi ja üheks erinevuse põhjuseks on ilmselt asjaolu, et Atlandi ookeani hallhülged on suuremad kui Läänemeres. Mori' (2002) järgi on erinevate kehasuurustega loomadel erinevad optimaalsed sukeldumissügavused. Kindlalt pole võimalik anda ühest vastust, millise protsessi tagajärjena selline dimorfism tekkida võis: kas esmaseks põhjustajaks oli kehasuuruse muutus või toidu paiknemine erineval sügavusel. Atlandi ookeanis tehtud töödes on näidatud, et hallhüljestel 31% sukeldumistest on pelaagilised (Jessopp jt 2013). Käesolevas töös prooviti uurida, milline on suhe Läänemeres, aga täpse merekaardi puudumise tõttu usaldusväärseid tulemusi ei saadud.

5.2.2. Sukeldumistüüpide omavahelised seosed

Käesolevas uurimuses selgus, et paremale ja vasakule kaldu ning V-kujulistel sukeldumistüüpidel esines väike erinevus tõenäosuses millega nad esinevad madalate ja sügavate lamedapõhjaliste sukeldumiste ees või järel. Testi olulisus oli piiripealne, seetõttu seda erinevust väga usaldusväärseks pidada ei saa. Võib öelda, et vasakule kaldu sukeldumised on tugevasti seotud madalate lamedapõhjaliste toitumissukeldumistega ja V-kujulised sügava lamedapõhjaliste toitumissukeldumistega. Vasakule kaldu sukeldumised võivad seega olla ülemineku sukeldumised (kombinatsioon V-kujulisest ja madalast lamedapõhjalisest sukeldumisest), kus V-kujuline sukeldumine läheb toiduobjekti leides üle madalaks lamedapõhjaliseks sukeldumiseks. V-kujulised võivad esineda koos sügavate lamedapõhjaliste sukeldumistega pigem sellepärast, et mõlemad tüübid esinevad valdaval määral ekstensiivse toitumise ajal ehk siis ikkagi võib seos olla pigem juhuslik. Osale sukeldumistüüpidest on väga keeruline bioloogilisi seletusi leida, sest tüübid saadakse tavaliselt andmete keskmistamise tulemusel, mistõttu võib ühte klassi sattuda mitu sarnast käitumist. Samuti pole alati selge kui palju erinevaid parameetreid peaks usaldusväärse tulemuse saamiseks kaasama.

5.3. Hallhülge liikumistrajektoori klassifitseerimine

Uurimuses kasutatud BCPA analüüs on üks paljudest ARS arvutamise meetoditest (vt peatükk 2.2.). Erinevad meetodid võivad anda tulemusi, mis ei pruugi täielikult kattuda. Siin töös suutis rakendatud analüüsimeetod hästi eristada intensiivsed ja ekstensiivsed toitumisalad (joonis 11). Kasutades veel kerneli rakendusi sain arvutada hüljeste elupaiga tuumikalad. Hallhülge puhul on väga vähe kasutatud ARS'i elupaigakasutuse selgitamiseks. Peamiselt on käsitletud intensiivseid ja ekstensiivseid alasid koos nagu

Soomes Botnia lahes tehtud uurimuses (Lehtonen jt 2012). Siiski, kui võrrelda antud uurimuse ja Soome hallhüljeste keskmist arvutuslikku 95% tõenäosusega kasutuses olnud territooriumi, siis siinsete hüljeste territoorium on üle nelja korra suurem. Erinevus võib olla põhjustatud sellest, et Soomes püüti loomi mõrdadega, ehk siis võimalikke püünistele spetsialiseerunud „probleemloomi“. Loomad elasid suure osa ajast väga lähedal rannikule ja suure tõenäosusega toitusid nad mingi osa ajast kalapüünistest. Käesolevas uurimuses ei uuritud täpselt, milliseid kalaliike hülged tarbisid, aga kasutatud meetodid võimaldavad kaudsel viisil uurida, millised on kõige tõenäolisemad saakliigid piirkonnas, analoogilised tööd on tehtud St Lawrence'i hallhülge puhul (Harvey jt 2012).

6. Kokkuvõte

Antud töös otsisin vastuseid küsimusele, millised on erinevused hallhüljeste sukeldumiskäitumises rännetel ja toitumisaladel. Lisaeesmärkideks oli klassifitseerida peamised sukeldumistüübid ja eristada ränded peamistest toitumiskiirkondadest ning analüüsida nende kahe bioloogilise funktsiooni vaheldumist. Selleks varustati 2007. aastal Lääne-Eesti laidudel GPS raadiosaatjatega 6 hallhüljest (*Halichoerus grypus*).

Liikumistrajektor klassifitseeriti kaheks erinevaks käitumiseks: intensiivseks ja ekstensiivseks toitumiseks, kus hülged vastavalt liiguvad aeglaselt-nurgeliselt ning kiirelt-sirgjooneliselt. Käesolevas töös leiti hallhüljel 5 erinevat sukeldumistüüpi. Võrreldes Loode-Atlandil tehtud uurimusega, siis selles töös oli lamedapõhjalisi 3,8% ja V-kujulisi sukeldumisi 2,8% võrra rohkem ning vasakule kaldu 6,1% ja paremale kaldu sukeldumisi 0,8% võrra vähem. Selles töös leiti, et kõik isendid kasutavad intensiivse toitumiskäitumise ajal proportsionaalselt oluliselt rohkem madalaid lamedapõhjalisi sukeldumisi ja ekstensiivse toitumiskäitumise ajal oluliselt rohkem vasakule kaldu, sügavaid lamedapõhjalisi ja V-kujulisi sukeldumisi. Selgus, et võrreldes Atlandi ookeani hallhüljestega toituvad Läänemere hülged olulisel määral ekstensiivse toitumise ajal, mis võib olla põhjustatud erinevate saakobjektide ruumiliselt erinevast paiknemisest. Erinevatel isenditel võis eeldada erinevate toitumisstrateegiate kasutamist, mis võib olla põhjustatud hiljutisest drastilisest arvukuse langusest, aga ka Läänemere füüsilistest ja keemilistest omadustest.

7. Summary

Diving patterns of Grey seal (*Halichoerus grypus*) in the Baltic sea

This work was searching for answers to the question what are the differences between gray seal diving patterns during migrations and at feeding grounds. Additional objectives were to classify the main diving behaviours and distinguish feeding from migrations - analyze the alternation of these two main biological function. Six gray seals (*Halichoerus grypus*) were equipped with GPS radio transmitters in the islets of West-Estonia in 2007.

Trajectory were classified into two different behaviours: intensive and extensive foraging where seals behave accordingly by the slow - angled and fast - straight line movement. In this paper 5 different diving patterns were found for the studied gray seal. Compared to the other studies that are published from the Northwest Atlantic there were 3.8% flat-bottomed and 2.8% V -shaped dives less and 6.1% skewed-left and 0.8% skewed-right dives more than in this work. In this work it was found that all animals used during the intensive foraging behaviour proportionally much more shallow flat-bottomed diving and while foraging extensively significantly more skewed-left, deep flat-bottomed and V -shaped dives were measured. It turned out that compared to the gray seals of the Atlantic Ocean here seals feed substantially more while foraging extensively which may be caused by different spatial distribution of the target species. It was possible to detect various foraging strategies by different specimens which can be remnant of interspecific competition since the recent drastic decrease in abundance as well as the physical and chemical properties of the Baltic Sea.

Tänuavaldused

Tänan oma juhendajaid Mart Jüssit, Randel Kreitsbergi ning Ivar Jüssit. Tänan ka Ants Kaasikut, kes andis nõu statistika osas.

Kasutatud kirjandus

- Baird, R. W., Hanson, M. B. and Dill, L. M. 2005. Factors influencing the diving behaviour of fish-eating killer whales: sex differences and diel and interannual variation in diving rates. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 83(2): 257-267.
- Beck, C. A., Bowen, W. D., McMillan, J. I., Iverson, S. J. 2003. Sex differences in the diving behaviour of a size-dimorphic capital breeder: the grey seal. *Anim Behav* 66:777–789
- Beck, C. A., Iverson, S. J., Bowen, W. D. and Blanchard, W. 2007. Sex differences in grey seal diet reflect seasonal variation in foraging behaviour and reproductive expenditure: evidence from quantitative fatty acid signature analysis. *Journal of Animal Ecology* 76(3): 490-502.
- Bivand, R., Keitt, T., Rowlingson, B., Pebesma, E., Sumner, M., Hijmans, R., Rouault, E. 2014. rgdal: Bindings for the Geospatial Data Abstraction Library. R package version 0.8-16 Available: <http://CRAN.R-project.org/package=rgdal> Accessed: 07.02.2014
- Bluhm, B. A. and Gradinger, R. 2008. Regional variability in food availability for arctic marine mammals. *Ecological Applications* 18(2): S77-S96.
- Bowen, W. D. and Harrison, G. D. 1994. Offshore diet of grey seals (*Halichoerus grypus*) near Sable Island, Canada. *Marine Ecology Progress Series* Vol. 112: 1-11
- Breed, G. A., Bowen, W. D., Leonard, M. L. 2011. Development of foraging strategies with age in a long-lived marine predator. *Mar Ecol Prog Ser* 431:267-279
- Calenge, C. 2011. adehabitatHR: Home range Estimation. R package version 0.4.11. Available: <http://CRAN.R-project.org/package=adehabitatHR> Accessed: 08.03.2014
- Campagna, C., Quintana, F., le Boeuf, B. J., Blackwell, S. and Crocker, D. E. 1998. Diving behaviour and foraging ecology of female southern elephant seals from Patagonia. *Aquatic Mammals* 24(1): 1-11.
- Cardinale, M., Casini, M., Arrhenius, F., Håkansson, N., 2003. Diel spatial distribution and feeding activity of herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*) in the Baltic Sea. *Aquatic Living Resources*, Volume 16, Issue 3, Pages 283-292, ISSN 0990-7440
- Casini, M., Rouyer, T., Bartolino, V., Larson, N. and Grygiel, W. 2014. Density-Dependence in Space and Time: Opposite Synchronous Variations in Population Distribution and Body Condition in the Baltic Sea Sprat (*Sprattus sprattus*) over Three Decades. *Plos One* 9(4).
- Chappell, M. A., Shoemaker, V. H., Janes, D. N., Bucher, T. H., and Maloney, S. K. 1993. Diving Behavior During Foraging in Breeding Adelie Penguins. *Ecology*, 74, 1204-1215.
- Crocker, D. E., le Boeuf, B. J. and Costa, D. P. 1997. Drift diving in female northern elephant seals: implications for food processing. *Can. J. Zool.* 75, 27-39.
- Cronin, M. A. and McConnell, B. J. 2008. SMS seal: A new technique to measure haul-out behaviour in marine vertebrate. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 362 (2008) 43–48.
- Dietz, R., Teilmann, J., Henriksen, O. D. ja Laidre, K. 2003. Movements of seals from Rødsand seal sanctuary monitored by satellite telemetry. Relative importance of the Nysted Offshore Wind Farm area to the seals. *National Environmental Research Institute, Denmark* pp 44 – NERI technical Report No 429. <http://faglige.rapporter.dmu.dk>

- Dodge, K. L., Galuardi, B., Miller, T. J. and Lutcavage, M. E. 2014. Leatherback Turtle Movements, Dive Behavior, and Habitat Characteristics in Ecoregions of the Northwest Atlantic Ocean. *Plos One* 9(3).
- Fancy, S. G., Pank, L. F., Douglas, D. C., Curby, C. H., Garner, G. W., Amstr, S. C. ja Regelin, W. L. 1988. Satellite telemetry: A new tool for wildlife research and management. *US. Fish and Wildlife Service, Resource Publication* 172. 54 pp.
- Fauchald, P. and Tveraa, T. 2003. Using first-passage time in the analysis of area-restricted search and habitat selection. *Ecology* 84(2): 282-288.
- Fedak, M. A., Lovell, P. and McConnell, B. J. 1996. MAMVIS: A marine mammal behaviour visualization system. *Journal of Visualization and Computer Animation* 7:141-147.
- Fedak, M. A. 2012. The impact of animal platforms on polar ocean observation. *Deep-Sea Res. II* (2012), <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.07.007>
- Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T. and Falkowski, P. 1998. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281(5374): 237-240.
- Freitas, C. 2012. argosfilter: Argos locations filter. R package version 0.63 Available: <http://CRAN.R-project.org/package=argosfilter> Accessed: 01.11.2012
- Friedlaender, A. S., Halpin, P. N., Qian, S. S., Lawson, G. L., Wiebe, P. H., Thiele, D. and Read, A. J. 2006. Whale distribution in relation to prey abundance and oceanographic processes in shelf waters of the Western Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series* 317: 297-310.
- Gurarie, E. 2013. bcpa: Behavioral change point analysis of animal movement. R package version 1.0 Available: <http://CRAN.R-project.org/package=bcpa> Accessed: 23.10.2013
- Gurarie, E., Andrews, R. D. and Laidre, K. L. 2009. A novel method for identifying behavioural changes in animal movement data. *Ecology Letters* 12(5): 395-408.
- Hall, A. 2002. Gray seal (*Halichoerus grypus*). In: Perrin, W. F., Wursig, B. Jr. ja Thewissen, G. M. (eds), *Encyclopedia of Marine Mammals*, pp. 522-524. *Academic Press, San Diego, California, USA*.
- Hammond, P. S., Hall, A. J. and Prime, J. H. 1994. The diet of grey seals in the Inner and Outer Hebrides. *Journal of Applied Ecology* 31: 737-746.
- Harcourt, R. G., Bradshaw, C. J. A. and Davis, L. S. 2001. Summer foraging behaviour of a generalist predator, the New Zealand fur seal (*Arctocephalus forsteri*). *Wildlife Research* 28(6): 599-606.
- Hartigan, J. A. and Wong, M. A. 1979. Algorithm AS 136: A k-means clustering algorithm". In: *Applied Statistics* 28.1, pp. 100{108.
- Harvey, V., Hammill, M. O., Swain, D. P., Breed, G. A., Lydersen, C. and Kovacs, K. M. 2012. Winter foraging by a top predator, the grey seal *Halichoerus grypus*, in relation to the distribution of prey. *Mar Ecol Prog Ser* 462:273-286
- Haug, T. and Nilssen, K. T. 1995. Ecological implications of harp seal *Phoca groenlandica* invasions in northern Norway. *Developments in Marine Biology*. L. W. Arnoldus Schytte Blix ja U. Øyvind, Elsevier Science. Volume 4: 545-556
- Hauksson, E. and Bogason, V. 1997. Comparative feeding of grey ((*Halichoerus grypus*)) and common seals (*Phoca vitulina*) in coastal waters of Iceland, with a note on the diet of

hooded (*Cystophora cristata*) and harp seals (*Phoca groenlandica*). *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 22: 125-135.

Heithaus, M. R. and Frid, A. 2003. Optimal diving under the risk of predation. *Journal of Theoretical Biology* 223(1): 79-92.

Hennicke, J. C. and Weimerskirch, H. 2014. Coping with variable and oligotrophic tropical waters: foraging behaviour and flexibility of the Abbott's booby *Papadula abbotti*. *Marine Ecology Progress Series* 499: 259-273.

Hindell, M. A. 2002. Elephant Seals. In: Perrin, W.F., Würsig, B. and Thewissen, J.G.M. (Eds) *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, London, UK.

Horning, M. ja Trillmich, F. 1999. Lunar cycles in diel prey migrations exert a stronger effect on the diving of juveniles than adult Galapagos fur seals. *Proc. R. Soc. Lond. B* June 7, 1999 266 1424 1127-1132; doi:10.1098/rspb.1999.0753 1471-2954

Härkönen, T., Galatius, A., Bräeger, S., Karlsson, O. and Ahola, M. 2013. Population growth rate, abundance and distribution of marine mammals. HELCOM Core Indicator of Biodiversity

ICES. 2012. Report of the ICES Advisory Committee 2012. ICES Advice, 2012. Book 8, 158 pp.

Kabacoff, R. 2013. R in Action, Second Edition

Kareiva, M. P., Odell, G. 1987. Swarms of predators exhibit preytaxis if individual predators use area-restricted search. *Am Nat* 130:233–270

Karlsson, O., Hiby, L., Lundberg, T., Jüssi, M., Jüssi, I. and Helander, B. 2005. Photo-identification, site fidelity, and movement of female gray seals (*Halichoerus grypus*) Between Haul-outs in the Baltic Sea.

Le Boeuf, J. B., Crocker, E. D., Costa, P. D., Blackwell, B. S., Webb, M. P., Houser, S. D. 2000. Foraging ecology of northern elephant seals. *Ecol Monogr* 70:353–382

Lehtonen, E., Oksanen, S., Aalto, N., Lappalainen, A., Peuhkuri, N. and Kunnasranta, M. 2012. Rysillä Selkämereltä pyydystettyjen hallien satelliittiseuranta vuosina 2008–2009. *Riista- ja kalatalous – Tutkimuksia ja selvityksiä* 2/2012. 40 s.

Lidgard, D. C., Bowen, W. D., Jonsen, I. D., Iverson, S. J. 2012. Animal-Borne Acoustic Transceivers Reveal Patterns of at-Sea Associations in an Upper-Trophic Level Predator. *PLoS ONE* 7(11): e48962. doi:10.1371/journal.pone.0048962

Lundström, K., Hjerne, O., Lunneryd, S.-G., ja Karlsson, O. 2010. Understanding the diet composition of marine mammals: grey seals (*Halichoerus grypus*) in the Baltic Sea. *ICES, Journal of Marine Science*, 67: 000–000.

MacArthur, R. H. and Pianka, E. R. 1966. On the optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100.

MacArthur, R. H. 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Pages: vii-xviii, 1-269, Publisher: Harper & Row, New York, Evanston.

Matthiopoulos, J., McConnell, B., Duck, C. and Fedak, M. 2004. Using satellite telemetry and aerial counts to estimate space use by grey seals around the British Isles. *Journal of Applied Ecology* 41(3): 476-491.

- McCafferty, D. J., Currieb, J., and Sparling, C. E. 2007. The effect of instrument attachment on the surface temperature of juvenile grey seals (*Halichoerus grypus*) as measured by infrared thermography.
- McConnell, B. J., Chambers, C. and Fedak, M. A. 1992. Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarctic Science* 4:393-398.
- McConnell, B. J., Fedak, M. A., Lovell, P. and Hammond, P. S. 1999. Movements and Foraging Areas of Grey Seals in the North Sea. *Journal of Applied Ecology*, Vol. 36, No. 4 (Aug., 1999), pp. 573-590
- Mikkelsen, B., Haug, T. and Nilssen, K. T. 2002. Summer diet of grey seals (*Halichoerus grypus*) in Faroese waters. *North Atlantic Marine Science* 87: 462-471.
- Pante, E. and Simon-Bouhet, B. 2013. marmap: A Package for Importing, Plotting and Analyzing Bathymetric and Topographic Data in R. *PLoS ONE* 8(9): e73051. doi:10.1371/journal.pone.0073051
- Pitcher, K. W., Rehbert, M. J., Raum-Suryan, K. L., Gelatt, T. S., Swain, U. G., and Sigler, M. F. 2005. Ontogeny of dive performance in pup and juvenile Steller sea lions in Alaska. *Can. J. Zool.* 83, 1214 – 1231.
- Planque, B., Loots, C., Petitgas, P., Lindstrom, U., Vaz, S. 2010. Understanding what controls the spatial distribution of fish populations using a multi-model approach. *Fisheries Oceanography* 20(1): 1-17.
- Prime, J. H. and Hammond, P. S. 1990. The diet of grey seals from the southwestern North Sea assessed from analyses of hard parts found in faeces. *Journal of Applied Ecology* 27: 435-447.
- Pyke G. H. 1978. Optimal foraging: movement patterns of bumblebees between inflorescences. *Theor Popul Biol* 13:72–98
- R Development Core Team 2014. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available: <http://www.R-project.org/>. Accessed: 06.03.2014.
- Salvador, L. C. M., Bartumeus, F., Levin, S. A. and Ryu, W. S. 2014. Mechanistic analysis of the search behaviour of *Caenorhabditis elegans*. *Journal of the Royal Society Interface* 11(92).
- Schreer, J. F., and Testa, J. W. 1993. Statistical Classification of Diving Behavior: Quantitative Analyses of Weddell Seal Diving: in Abstracts of the Tenth Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Galveston, TX, p. 96. 1996. Classification of Weddell Seal Diving Behavior. *Marine Mammal Science*, 12, 227-250.
- Schreer, J., Hines, O. H. and Kovacs, K. 1998. Classification of Dive Profiles: A Comparison of Statistical Clustering Techniques and Unsupervised Artificial Neural Networks. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 3(4): 383-404.
- SCOS 2009. Scientific Advice on Matters Related to the Management of Seal Populations: 2009.
- Sjöberg, M., and Ball, J. P. 2000. Grey seal (*Halichoerus grypus*) habitat selection around haulout sites in the Baltic: Bathymetry or central place foraging? *Canadian Journal of Zoology* 78:1661-1667.
- Smout, S., Rindorf, A., Hammond, P. S., Harwood, J. and Matthiopoulos, J. 2014. Modelling prey consumption and switching by UK grey seals. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 71(1): 81-89.

SMRU. GPS Phone Tag Specification. URL=http://www.smru.st-andrews.ac.uk/protected/downloads/GPS_Phone_Tag22.pdf

Sommerfeld, J., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., Garthe, S. and Hindell, M. A. 2013. Foraging Parameters Influencing the Detection and Interpretation of Area-Restricted Search Behaviour in Marine Predators: A Case Study with the Masked Booby. *Plos One* 8(5).

Stewart, B. S., Antonelis, G. A., Baker, J. D., and Yochem, P. K. 2006. Foraging biogeography of Hawaiian monk seals in the northwestern Hawaiian Islands. *Atoll Res. Bull.* 543, 131 – 145. Wall, S. M., Bradshaw, C. J. A., Southwell, C. J.,

Telgarsky, M. and Vattani, A. 2010. Hartigan's Method: k-means Clustering without Voronoi., in Yee Whye Teh & D. Mike Titterton, ed., 'AISTATS', JMLR.org, pp. 820-827.

Thomas, L., Hammill, M. O. ja Bowen, W. D. 2007. Estimated size of the Northwest Atlantic grey seal population 1977-2007. *Canadian Science Advisory Secretariat: Research Document* 2007/082 pp31.

Thompson, D., Hammond, P. S., Nicholas, K. S. and Fedak, M. A. 1991. Movements, diving and foraging behaviour of grey seals (*Halichoerus grypus*). *Journal of Zoology* 224(2): 223-232.

Thompson, D. and Fedak, M. A. 2001. How long should a dive last? A simple model of foraging decisions by breath-hold divers in a patchy environment. *Animal Behaviour* 61(2): 287-296.

Thums, M., Bradshaw, C. J. A. and Hindell, M. A. 2011. In situ measures of foraging success and prey encounter reveal marine habitat-dependent search strategies. *Ecology* 92(6): 1258-1270.

Wand, M. 2014. KernSmooth: Functions for kernel smoothing for Wand & Jones (1995). R package version 2.23-12 Available: <http://CRAN.R-project.org/package=KernSmooth> Accessed: 28.03.2014

Walsh, P. D. 1996. Area-restricted search and the scale dependence of patch quality discrimination. *Journal of Theoretical Biology*, 183, 351-361.

Weimerskirch, H. 2007. Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 54(3-4): 211-223.

Vincent, C., Fedak, M.A., Meynier, L., Saint-Jean, C. and Ridoux, V. 2005. Status and conservation of the grey seal *Halichoerus grypus* in France. *Biol. Conserv.* 126:62-73.

Wolanski, E. and Hamner, W. M. 1988. TOPOGRAPHICALLY CONTROLLED FRONTS IN THE OCEAN AND THEIR BIOLOGICAL INFLUENCE. *Science* 241(4862): 177-181.

Worm, B., Lotze, H. K. and Myers, R. A. 2003. Predator diversity hotspots in the blue ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100(17): 9884-9888.

Worton, B. J. 1995. Using Monte Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *Journal of Wildlife Management*, 59,794–800.

Kaudselt viidatud

Fedak, M. A. 1986. Diving and exercise in seals: a benthic perspective. In: *Diving in Animals and Man* (Ed. by A. O. Brubakk, J. W. Kanwisher & G. Sundnes), pp. 11–32. Trondheim: Tapir.

- Kintigh, K., W.1990. Intrasite Spatial Analysis: A Commentary on Major Methods. In Mathematics and Information Science in Archaeology: A Flexible Framework, edited by A. Voorrips, pp. 165-200. Studies in Modern Archaeology. vol. 3. HOLOS-Verlag, Bonn.
- Stephens, D. W., Krebs, J. R. 1986. Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Wand, M.,P. and Jones, M.C. 1995. Kernel Smoothing. Chapman and Hall, London

Lisad

Lisa 1

Kõikide loomade sukeldumistüüpide proportsioonid toitumistüübi järgi (sukeldumist/100 sukeldumise kohta). Suhe näitab mitu korda on ekstensiivset tüüpi rohkem või vähem kui intensiivset toitumist. Keskm süg (m) – keskmine sügavus meetrites, Suk aeg (min) – keskmine sukeldumise aeg minutites, Pin aeg (min) – kahe sukeldumise vahel keskmine pinnal oldud aeg minutites.

Sukeldumis- tüüp	v-kujuline paremale kaldu	v-kujuline vasakule kaldu	<u>lameda põhjaga</u>		v- kujuline	sukeldumised n
Toitumistüüp			madal	sügav		
Hg17a						
Intensiivne	7,4	8,9	40,3	35,3	8,1	33962
Ekstensiivne	4,7	16,5	28,3	36,2	14,3	13332
Suhe (eks/int)	0,6	1,9	0,7	1,0	1,8	
Keskm süg (m)	52,4	34,7	45,0	55,7	51,4	
Suk aeg (min)	4,75	4,07	6,68	5,06	3,92	
Pin aeg (min)	1,54	1,25	1,1	1,07	1,2	
Hg17b						
Intensiivne	0,9	1,9	91,2	5,5	0,6	31338
Ekstensiivne	1,7	8,4	67,0	21,1	1,9	5695
Suhe (eks/int)	2,0	4,4	0,7	3,8	3,0	
Keskm süg (m)	13,6	13,7	13,4	13,2	14,2	
Suk aeg (min)	3,8	4,23	4,69	4,15	3,2	
Pin aeg (min)	1,73	1,75	0,87	1,49	2,58	
Hg17d						
Intensiivne	6,1	7,6	57,4	22,2	6,7	19254
Ekstensiivne	10,9	10,2	32,5	33,1	13,3	7756
Suhe (eks/int)	1,8	1,3	0,6	1,5	2,0	
Keskm süg (m)	40,4	27,1	23,2	39,0	45,5	
Suk aeg (min)	3,95	3,13	4,62	3,87	3,24	
Pin aeg (min)	0,83	0,79	0,81	0,76	0,92	
Hg17h						
Intensiivne	14,2	10,3	28,2	32,8	14,6	13870
Ekstensiivne	12,8	11,5	15,4	42,1	18,1	7925
Suhe (eks/int)	0,9	1,1	0,5	1,3	1,2	
Keskm süg (m)	37,4	35,6	31,0	39,5	43,2	
Suk aeg (min)	3,0	2,35	4,01	3,11	2,6	
Pin aeg (min)	1,47	0,75	0,92	0,82	0,9	
Hg17i						
Intensiivne	4,9	9,1	51,3	25,4	9,3	1524
Ekstensiivne	6,5	9,1	28,5	37,7	18,3	8895
Suhe (eks/int)	1,3	1,0	0,6	1,5	2,0	
Keskm süg (m)	46,5	38,8	28,4	48,5	56,0	
Suk aeg (min)	3,87	4,26	6,21	4,43	3,67	
Pin aeg (min)	1,01	1,22	1,07	1,17	1,24	

Hg17j						
Intensiivne	5,5	6,3	62,4	20,0	5,9	33103
Ekstensiivne	6,2	10,8	40,5	29,4	13,2	13290
Suhe (eks/int)	1,1	1,7	0,6	1,5	2,3	
Keskm süg (m)	36,4	34,4	26,7	41,3	46,2	
Suk aeg (min)	3,66	3,26	4,63	3,84	3,29	
Pin aeg (min)	1,46	0,88	0,75	0,89	1,35	